

SL 27 1929

DER ZÜCHTER

Zeitschrift für theoretische und angewandte Genetik

Herausgegeben im Auftrage
der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht
und des Kaiser Wilhelm-Institutes für Züchtungsforschung

von

Erwin Baur

Berlin-Dahlem

Schriftleitung: B. Husfeld-Berlin



Tripelbastard von Rettich \times Kohl \times Raps mit kompletten
Chromosomensätzen von allen drei Eltern-Pflanzen.

August 1929

Verlag von Julius Springer in Berlin

1. Jahrg. Heft 5

SB 123
28

DER ZÜCHTER

Für die Schriftleitung bestimmte Sendungen sind nicht an eine persönliche Anschrift zu richten, sondern an die

*Schriftleitung der Zeitschrift „Der Züchter“
Berlin W 9, Linkstr. 23/24.*

Honorar: Den Mitarbeitern wird ein Honorar von M. 160.— für den 16seitigen Druckbogen gezahlt.

Sonderabdrucke: Den Verfassern von Originalbeiträgen werden bei rechtzeitiger Bestellung bis 60 Exemplare ihrer Arbeit kostenfrei zur Verfügung gestellt, darüber hinaus bestellte Exemplare werden berechnet.

Erscheinungsweise: Einmal monatlich im Umfang von 2 bis 3 Druckbogen.

Bezugsbedingungen: „Der Züchter“ kann im In- und Auslande durch jede Sortimentsbuchhandlung bezogen werden. Preis für das Halbjahr M. 15.—. Bei Bezug unter Kreuzband kommen die Versandspesen hinzu. Preis des Einzelheftes M. 3.—.

Bestellungen auf die Zeitschrift, die direkt beim Verlag eintreffen, werden durch die Sortiments-Abteilung des Verlages, die Hirschwaldsche Buchhandlung, Berlin NW 7, Unter den Linden 68, erledigt.

**Verlagsbuchhandlung Julius Springer,
Berlin W 9, Linkstr. 23/24.**

Fernsprecher: Sammel-Nr.: Kurfürst 6050 und 6326. Drahtanschrift: Springerbuch. Reichsbank-Giro-Konto, Deutsche Bank, Berlin, Depositen-Kasse C.

INHALTS-VERZEICHNIS

Karpetschenko. Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe	133
Brieger. Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung <i>Nicotiana</i>	140
Koßwig. Das Gen in fremder Erbmasse	152
Kamlah. Notwendigkeit, Wege und Ziele einer forstlichen Pflanzenzüchtung	157

Hagedoorn. Beratungsstellen für angewandte Genetik	161
---	-----

Saatzuchtwirtschaft Hasenberg	163
Vorläufiges Programm für den IX. Internationalen Gartenbau-Kongreß, London, 1930	164

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN UND WIEN

Vor kurzem erschien:

DER FELDVERSUCH IN DER PRAXIS

Anleitung zur Durchführung von Feldversuchen für Versuchsleiter, Landwirte und Studierende von Dr. **E. Möller-Arnold**, Versuchsringleiter, Dieban, u. Ing. Dr. **E. Feichtinger**, Dieban/Wien
Mit 52 Abbildungen im Text. XII, 329 S. 1929. **RM 12.60**

Aus den Besprechungen:

Die Autoren haben sich die Aufgabe gestellt, ein praktisches Instrument für den arbeitenden Versuchsleiter zu schaffen. Diese Aufgabe ist trotz der Schwierigkeit des Problems überraschend gut gelungen und z. T. dank dem Umstande, daß beide Autoren, mitten in der Praxis der Versuchstätigkeit stehend, aus dem Leben schöpfen konnten. — Im theoretischen Teil werden zunächst die Grundlagen der Fehlerrechnung, die Ausschaltung der systematischen Bodenfehler und Allgemeines über die Anlage der Feldversuche erörtert, im praktischen Teile zunächst die Durchführung des Feldversuches, und zwar getrennt nach Düngungsversuchen und Sortenversuchen und spezialisiert nach Pflanzenfamilien bzw. Gruppen. Es folgen Kapitel über Saatstärken, Bodenbearbeitungs- und andere Versuche, ferner eingehende über die Versuchsbuchführung und die Auswertung der Versuchsergebnisse. Der letzte Abschnitt beschäftigt sich mit der Laboratoriumsarbeit. Da die Literatur bis in die jüngste Zeit berücksichtigt erscheint und die Autoren es verstanden haben, bei Anführung der Methoden die nötige Kritik walten zu lassen, ohne aber im Buche selbst polemisierend einzugreifen, so wird das Buch gar bald als ein unentbehrlicher Behelf für jeden, der sich mit Feldversuchen beschäftigt, allgemeine Verbreitung finden.

Fortschritte der Landwirtschaft, Heft 2, 1929.

(Aus der Abteilung für Genetik des Instituts für angewandte Botanik und neue Kulturen, Detskoje Selo bei Leningrad.)

Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe¹.

Von **G. D. Karpetschenko.**

In den letzten Jahren ist von verschiedenen Forschern in verschiedenen Ländern und an verschiedenen Objekten gezeigt worden, daß Art- und Gattungsbastarde, welche steril sind oder eine komplizierte Spaltung aufweisen, fertil und konstant werden, sobald sich bei ihnen der Chro-

sica oleracea L., Rettich mit Kohl, und erhielten über 120 F_1 -Pflanzen. Sie waren nach den meisten Merkmalen intermediär zwischen ihren Eltern, blütenreich, meist aber ganz steril. Nur einige von ihnen lieferten Samen, jedoch auch nur in geringer Menge. Aus diesem Samen



Abb. 1. F_2 -Bastard *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L. im ersten Lebensjahr.

mosomensatz verdoppelt. Zweck der vorliegenden Mitteilung ist, über diese bemerkenswerte Erscheinung, hauptsächlich an dem sehr lehrreichen Material, welches bei unseren Versuchen erhalten worden ist (KARPETSCHENKO, 1927 a, b), zu berichten und die Möglichkeit der praktischen Verwendung dieser Entdeckung und die weiteren Arbeiten in dieser Richtung darzulegen.

Wir kreuzten *Raphanus sativus* L. mit *Bras-*

wurden über 300 F_2 -Pflanzen gewonnen. Die F_2 -Bastarde erwiesen sich als gleichartig, ebenso intermediär wie die von F_1 , aber größer als sie und meist vollständig fertil (s. Abb. 1, 2, 3). Von diesen Pflanzen bekamen wir F_3 und F_4 , wobei auch hier der intermediäre Charakter und die Fertilität völlig bewahrt blieben. Es waren also fertile und konstante Bastarde von zwei Gattungen entstanden.

Die zytologischen Untersuchungen ergaben, daß sich Fertilität und Konstanz unserer Bastarde durch das eigenartige Verhalten der Chromosomen bei ihnen erklären lassen.

¹ Mitgeteilt auf der gemeinsamen Tagung der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht und der Vereinigung für angewandte Botanik am 29. Juni 1929 in Königsberg.

Bei *Raphanus* haben die Gameten 9 Chromosomen, bei *Brassica* ebenso. Bei F_1 -Bastarden müssen also in den somatischen Zellen 18 Chromosomen sein, was auch der Fall ist. Bei der Bildung der Geschlechtszellen in den F_1 -Pflanzen findet keine Konjugation der Elternchromosomen, d. h. der von *Raphanus* und von *Brassica*, statt, und die Reduktionsteilung ist vollständig

gleichartige F_2 -Pflanzen, welche in ihren somatischen Zellen bereits 36 Chromosomen haben, und zwar 4 Chromosomensätze, 2 von *Raphanus* und 2 von *Brassica* (s. Abb. 4, links). Bei Bildung der Gameten in diesen Pflanzen konjugieren die Chromosomen des einen *Raphanus*-Satzes mit denen des anderen, und dasselbe geschieht mit den Chromosomen der *Brassica*-Sätze. Die



Abb. 2. F_2 -Bastard *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L. im zweiten Lebensjahr.

gestört. Es bilden sich hierbei Gameten mit sehr verschiedenen Chromosomenkomplexen, darunter auch solche, bei denen die ganze somatische Chromosomengarnitur vertreten ist, nämlich 9 *Raphanus*- und 9 *Brassica*-Chromosomen. Nur diese Gameten sind lebensfähig, alle anderen sterben ab. Hierdurch erklärt sich die außerordentlich geringe Fertilität der F_1 .

Durch die Vereinigung genannter lebensfähiger Gameten von F_1 entstehen natürlicherweise

Reduktion geht jetzt normal vor sich, und es bilden sich Gameten mit 18 Chromosomen, nämlich mit einem *Raphanus*-Chromosomensatz und einem von *Brassica*. Diese Gameten sind, wie erwähnt, lebensfähig, und darum sind die F_2 -Bastarde fertil. Bei Vereinigung der Gameten in F_2 erhält man wieder Pflanzen mit 36 Chromosomen, mit 2 *Raphanus*- und 2 *Brassica*-Chromosomensätzen. Es ist daher klar, daß die Pflanzen von F_3 ganz identisch mit

F_2 -Pflanzen sind und die Bastarde auch weiterhin nicht spalten.

Also sind Fertilität und Konstanz unserer Bastarde eine Folge der Verdoppelung des Chromosomenkomplexes. Denselben Effekt bewirkt eine solche Verdoppelung auch bei einer ganzen Reihe anderer Bastarde. Gegenwärtig gibt es fertile und konstante Artbastarde mit doppeltem Chromosomenkomplex von *Primula* (DIGBY, 1912, NEWTON and PELLEW, 1926, 1929), *Rose* (BLACKBURN und HARRISON, 1924), *Tabak* (CLAUSEN and GOODSPEED, 1926, 1928, EGHIS, 1927, 1929, RYBIN, 1927, 1929), *Erdbeere* (ICHIJIMA, 1926), *Digitalis* (BUXTON and NEWTON, 1928) und *Solanum* (JØRGENSEN, 1928). Man hat auch fertile und konstante *Aegilops* \times *Weizen*- (TSCHERMAK und BLEIER, 1926; BLEIER, 1928) und *Weizen* \times *Roggenbastarde* (TJUMJAKOV, 1928, LEWITSKY und BENETZKAJA, 1929) mit doppeltem Chromosomenkomplex erhalten. Scheinbar nur als Ausnahme werden sterile Bastarde durch Chromosomensatzverdoppelung nicht fertil. Dies wurde z. B. von uns bei einigen Bastarden von Rettich mit Rosenkohl beobachtet.

Die Verdoppelung der Chromosomen in Bastarden geschieht nicht nur in den Gameten, wie es bei unseren Bastarden der Fall ist, sondern auch in anderen Initialzellen. Bei dem sterilen Bastard von *Primula floribunda* \times *Primula verticillata*, z. B., entstehen einzelne fertile Triebe mit doppelter Chromosomenzahl. Offenbar bildet sich diese in somatischen Zellen, aus welchen die fertilen Sprossen entspringen. Bei Kreuzung von *Fragaria bracteata* \times *Fragaria helleri* erschien ferner unter spaltenden F_1 -Bastarden einer, der konstant war und eine doppelte Chromosomenzahl hatte. Wahrscheinlich hatte hier die Verdoppelung schon in der Zygote dieser Pflanze, also im Moment ihrer Entstehung stattgefunden.

Wenn die erwähnten Mischlinge von *Primula*- und *Fragaria*-Arten keine Verdoppelung der Chromosomenkomplexe erfahren haben, so konjugieren bei ihnen die Chromosomen beider Elternarten, also verschiedener Sätze, miteinander, aber wenn eine Verdoppelung stattfindet, so geschieht die Konjugation nur zwischen den Chromosomen gleichartiger Sätze.

Mit einer einzigen Ausnahme entstand bei allen erwähnten Bastarden die Chromosomenverdoppelung von selbst, ohne experimentelle Einwirkung. Diese Ausnahme bildet der Bastard von *Solanum nigrum* \times *Solanum luteum*. Hier wurde die Verdoppelung künstlich hervorgerufen, und zwar auf folgende Weise. Bei

jungen F_1 -Bastarden wurden die Gipfel gekappt und die Achselknospen entfernt. Nach einiger Zeit bildet sich an der Schnittfläche eine Callusquellung und setzen sich Adventivknospen an, aus welchen Sprosse entstehen. Einzelne dieser Sprosse wiesen einen doppelten Chromosomenkomplex auf. Bei der intensiven Zellteilung während der Callus-



Abb. 3. Zweige mit Früchten von *Raphanus* \times *Brassica*-Bastarden F_2 (links) und F_1 (rechts).

bildung werden wahrscheinlich Bedingungen geschaffen, welche die Entstehung von Zellen mit doppeltem Chromosomenkomplex begünstigen. Diese Zellen nehmen teil an der Bildung von Adventivknospen, und daher haben einige Triebe einen doppelten Chromosomenkomplex.

In den nächsten Jahren wird die Zahl der Bastarde mit experimentell verdoppeltem Chromosomenkomplex zweifellos zunehmen. Die für *Solanum* gefundene Methode kann wahrscheinlich bei allen Bastarden angewandt

werden, welche befähigt sind, an den Schnittstellen Adventivprosse zu bilden. Eine experimentelle Verdoppelung des Chromosomensatzes ist auch in den Gameten und Zygoten der Bastarde möglich, und zwar durch Einwirkung von Narcotica, niedrigen und hohen Temperaturen, Röntgenstrahlen und dergleichen, auf die Pflanzen während der Blüte. Durch eine Reihe von Untersuchungen ist nachgewiesen worden, daß genannte Agentien die normale Chromosomenverteilung bei der Zellteilung stören, was auch zur Entstehung von Zellen mit doppeltem Chromosomenkomplex führen kann.

Bei F_2 *Raphanus* × *Brassica*-Bastarden tritt, wie die Versuche unseres Mitarbeiters A. N. LUT-

Tabelle I. Resultate der Kreuzungen von *Raphanobrassica* mit *Raphanus sativus* L. und *Brassica oleracea* L. in den Jahren 1926—1928.

♀	♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Raphanus sativus L.	382	11	9
Raphanus sativus L.	Raphanobrassica	143	11	8
Raphano-brassica	Brassica oleracea L.	551	2	1
Brassica oleracea L.	Raphanobrassica	411	0	0
Raphano-brassica	Raphanobrassica	118	166	150

kov ergeben haben, eine große Menge von Zellen mit doppelter Chromosomenzahl auf, wenn die Pflanzen in der Blütezeit in einen Kühlapparat gebracht werden. Wir hoffen jetzt, auf diesem Wege eine weitere Vervielfältigung der Chromosomen bei unseren Bastarden zu erhalten.

Die Möglichkeit, durch Chromosomenverdoppelung Fertilität und Konstanz bei Art- und Gattungsbastarden zu erhalten und diese Verdoppelung experimentell hervorzurufen, muß natürlich praktisch als neue Züchtungsmethode benutzt werden. Bei Kreuzung einiger Baumwollarten erhält man zum Beispiel praktisch außerordentlich interessante F_1 -Bastarde, aber sie sind nicht konstant, und es ist bisher nicht gelungen, von ihnen Sorten zu gewinnen. Zweifellos müssen wir jetzt auf diesem oder jenem Wege versuchen, eine Verdoppelung der Chromosomensätze bei diesen Mischlingen zu erreichen und sie auf solche Weise konstant zu machen. Von den schon erhaltenen konstanten Bastarden werden vielleicht die von *Primula*, von *Digitalis*- und von Tabakarten im Garten-

bau Verbreitung finden, die übrigen weisen leider praktisch ungünstige Kombinationen der Elternmerkmale auf.

Die Mischlinge von verschiedenen Arten oder

Tabelle II. Resultate der Kreuzungen von *Raphanobrassica* mit verschiedenen *Cruciferae*-arten in den Jahren 1926—1928.

♀ ♂	♀ ♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Brassica carinata Braun.	315	225	95
„	Brassica Napus L.	502	19	13
„	Raphanus raphanistrum L.	98	3	3
„	Brassica pekinensis Rupr.	117	6	2
„	Brassica campestris L.	337	2	1
„	Brassica albobolabris Bailey	953	0	0
„	Brassica chinensis L.			
„	Brassica juncea Czern.			
„	Sinapis alba L.			
„	Sinapis arvensis L.			
„	Eruca sativa Lam.	56	5	0
„	Erucastrum incanum Koch.			
„	Rapistrum rugosum All.			

Tabelle III. Resultate der Kreuzungen von *Brassica carinata* Braun mit *Raphanobrassica*, *Raphanus sativus* L. und *Brassica oleracea* L.

♀	♂	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der erhaltenen Samen	Zahl der erhaltenen Bastarde
Raphano-brassica	Brassica carinata Braun	201	164	57
Brassica carinata Braun	Raphanobrassica	114	61	38
Raphanus sativus L.	Brassica carinata Braun	24	0	0
Brassica carinata Braun	Raphanus sativus L.	58	17	1
Brassica oleracea L.	Brassica carinata Braun	49	23	0
Brassica carinata Braun	Brassica oleracea L.	56	5	0

Gattungen mit doppelter Chromosomenzahl können, da sie fertil und konstant sind und neue Kombinationen von Art- oder Gattungsmerkmalen darstellen, als selbständige höhere

systematische Einheiten betrachtet werden. So müssen die Bastarde von *Raphanus* × *Brassica*, welche wir jetzt kurz *Raphanobrassica* nennen, bei den heutigen Prinzipien der Systematik der Kreuzblütler schon nach ihrer Schote als neue Gattung bezeichnet werden. Während bei *Raphanus* die Schote geschlossen ist, d. h. sich nicht aufklappen läßt, und bei *Brassica* aufklappbar ist, erwies sich bei den Bastarden die obere Hälfte der Schote geschlossen, die untere aber mit Klappen (s. Abb. 3).

Im Zusammenhang mit der Verdoppelung des Chromosomenkomplexes haben die morphologischen, anatomischen und physiologischen Eigenschaften der von uns besprochenen Bastarde oft auch einen besonderen Charakter. Nach unseren Untersuchungen hat zum Beispiel dieselbe *Raphanobrassica* einen bedeutend

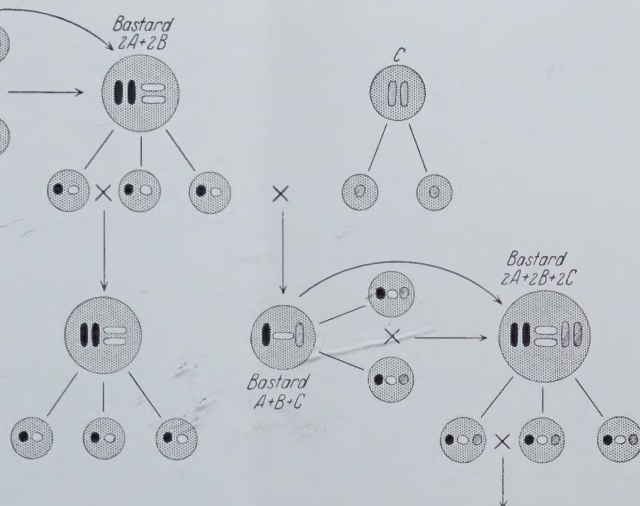


Abb. 4.
Schema der Entstehung konstanter Mischlinge mit doppeltem Chromosomenkomplex. Zygoten durch größere Kreise dargestellt, Gameten durch kleinere. Verschiedene Chromosomensätze schwarz, weiß und schraffiert bezeichnet.

geringeren Transpirationskoeffizienten als die in dieser Beziehung einander ähnlichen *Raphanus* und *Brassica*, und zwar wahrscheinlich deshalb, weil *Raphanobrassica* gegenüber ihren Eltern wohl größere Spaltöffnungen besitzt, aber ihre Zahl ist pro Flächeneinheit kleiner.

Die Bastarde mit doppeltem Chromosomenkomplex können auch in geschlechtlicher Beziehung eigenartig sein. Sehr deutlich kommt dies wieder bei *Raphanobrassica*-Pflanzen zum Ausdruck (KARPETSCHENKO und SHCHAVINSKAIA, 1929). Sie erweisen sich bei Kreuzung untereinander oder bei Selbstbestäubung ganz fertil, geben aber sehr wenig Samen, wenn sie mit ihren Eltern, *Raphanus* und *Brassica*, gekreuzt werden (s. Tabelle 1). Die wenigen Pflanzen, welche durch Kreuzung von *Raphanobrassica* mit Rettich zu erhalten gelungen war, weisen alle eine schwache Fertilität auf, während die einzige durch Kreuzung mit Kohl erzielte Pflanze ganz steril war und nicht einmal normale Stempel ausgebildet hatte. Es ist somit bei *Raphanobrassica*-Pflanzen eine geschlechtliche Isoliertheit zu beobachten, also eins der charakteristischsten Artmerkmale.

Es sei auch bemerkt, daß bei *Raphanobrassica* die Eizellen sich



Abb. 5.
Abessinischer Senf, *Brassica carinata* Braun., leicht mit *Raphanobrassica* zu kreuzen.

scheinbar parthenogenetisch entwickeln können. Bei Isolierung kastrierter und nicht bestäubter Blüten von *Raphanobrassica* gelang es uns einmal einen Samen zu bekommen, aus welchem

Bastarde als selbständige Arten oder Gattungen herausstellen, können wir auch versuchen, sie mit dritten Arten oder Gattungen zu kreuzen, um Tripelbastarde zu bekommen und durch



Abb. 6. Bastard von *Raphanobrassica* \times *Brassica carinata* Braun.

eine Pflanze mit 18 Chromosomen im somatischen Komplex entstand, also mit einer Zahl, die den Gameten von *Raphanobrassica* eigen ist. Ähnliche Versuche mit Rettich und Kohl haben bisher nur negative Resultate ergeben.

Soweit sich *Raphanobrassica* und ähnliche

Verdoppelung der Chromosomenkomplexe diese letzteren fertil und konstant zu machen (s. Abb. 4). In dieser Richtung muß die weitere Arbeit ausgebaut werden, und entsprechende Versuche haben wir bereits begonnen (KARPETSCHENKO, 1929).

Es ist uns geglückt, Bastarde von *Raphanobrassica* mit abessinischem Senf, *Brassica carinata* Braun, mit Kohlrübe und Raps, *Brassica*

sonders gut kreuzen, während Rettich und Kohl bei Kreuzung mit dieser Art zwar Samen geben, aber fast gar keine keimfähigen (s. Tabelle III).



Abb. 7. Bastard von *Raphanobrassica* \times Raps.

Napus L., mit wildem Rettich, *Raphanus raphanistrum* L., mit chinesischem Kohl, *Brassica pekinensis* Rupr., und mit Rübe, *Brassica campestris* L. zu erhalten (s. Tabelle II). Mit abessinischem Senf, *Brassica carinata* Braun (s. Abb. 5), ließ sich, wie es sich erwies, *Raphanobrassica* be-

Alle erhaltenen Tripelbastarde entwickelten sich vegetativ ganz normal. Die meisten von ihnen begannen schon im Herbst zu blühen (s. Abb 6, 7). Von den Bastarden mit abessinischem Senf erhielten wir sogar einige Samen, von welchen wir gegenwärtig zwei F_2 -Pflanzen haben.

Die zytologische Untersuchung der zur Blüte gelangten F_1 -Tripelbastarde zeigte, daß bei ihnen die Bildung der Geschlechtszellen unnormal vor sich geht, wobei sich in den meisten Mischlingen zuweilen Gameten mit somatischem Chromosomenkomplex bilden. Dadurch wird von solchen Bastarden die Entstehung konstanter Formen mit doppelter Chromosomen-garnitur möglich. Es ist nicht ausgeschlossen, sie auch willkürlich durch oben erwähnte Regeneration der Adventivsprossen aus dem Callus und durch andere Methoden zu bekommen. Wir werden dann hoffentlich konstante Mischlinge von drei Arten oder Gattungen erhalten.

Literaturverzeichnis.

- BLACKBURN, K. B., and HARRISON, J. W. H., 1924. Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *Pimpinellifoliae-Villosae* crosses. Brit. Journ. of Exp. Biology, Vol. 1, No. 4, S. 557—569.
- BLEIER, H., 1927. Zytologische Untersuchungen an seltenen Getreide- und Rübenbastarden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs., Supplementband I, S. 447—452.
- BUXTON, B. H., and NEWTON, W. C. F., 1928. Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. Journ. of Genetics, Vol. XIX, No. 3, S. 269—278.
- CLAUSEN, R. E., and GOODSPEED, T. H., 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. Genetics, Vol. 10, S. 278—284.
- CLAUSEN, R. E., 1928. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VII. The cytology of hybrids of the synthetic species, *digluta*, with its parents, *glutinosa* and *tabacum*. Univ. Calif. Publ. Bot., Vol. 11, No. 10, S. 177—211.
- DIGBY, L., 1912. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Ann. Bot., Vol. 26, S. 357—388.
- EGHIS, S. A., 1927. Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. II. The fertile hybrids between *Nicotiana Tabacum* L. and *Nicotiana Sylvestris* Spey & Comes. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- EGHIS, S. A., 1929. Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. II. The fertile hybrids between *Nicotiana Tabacum* L. and *Nicotiana Sylvestris* Spey & Comes. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- ICHIJMA, K., 1926. Cytological and experimental studies on *Fragaria*. Genetics, Vol. XI, S. 590—604.
- JØRGENSEN, C. A., 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics, Vol. XIX, No. 2, S. 133—211.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1927a. The production of polyploid gametes in hybrids. Hereditas, Vol. IX, S. 349—368.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1927b. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L. Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Vol. XVII, No. 3, S. 205—410. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs., 1928. Bd. XLVIII, Heft 1, S. 1—85.
- KARPETSCHENKO, G. D., 1929. A contribution to the synthesis of constant hybrids of three species. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- KARPETSCHENKO, G. D., and SHCHAVINSKAIA, S. A., 1929. The sexual incompatibility of the tetraploid hybrids *Raphanus* \times *Brassica* with their parents. Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- LEVITSKY, G. A., and BENETZKAIA, G. K., 1929. Cytological investigation of constant intermediate rye-wheat hybrids. (Preliminary communication). Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- LUTKOV, A. N., 1929. On the experimental obtaining of the gametes with somatic complex of chromosomes. In Vorbereitung.
- NEWTON, W. C. F., and PELLEW, CAROLINE, 1926. *Primula kewensis* and its derivatives. Rep. Brit. Ass. 94th Meeting.
- NEWTON, W. C. F., and PELLEW, CAROLINE, 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. Journ. of Genetics, Vol. XX, No. 3, S. 405—467.
- RYBIN, V. A., 1927. Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. \times *Nicotiana rustica* L. Bull. Appl. Bot., Genetics and Plant-Breeding, Vol. XVII, No. 3, S. 191—240.
- RYBIN, V. A., 1929. Allotetraploid *Nicotiana tabacum* \times *Nicotiana sylvestris* (A cytological characteristic). Proc. of the All-Russian Congress of Genetics, Plant- and Animal-Breeding held in Leningrad, 1929. Im Druck.
- TSCHERMAK, E., and BLEIER, H., 1926. Über fruchtbare *Aegilops* \times Weizenbastarde (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. XLIV, S. 110—132.
- TJUMJAKOV, N., 1928. Neue Erscheinungen beobachtet an Roggen \times Weizen-Hybriden des Zwischen-Stadium-Typus der Generationen F_2 und F_3 . Abhandl. des All-Russischen Botaniker Kongresses, Leningrad, Januar 1928.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie [Abt. Correns], Berlin-Dahlem.)

Vererbung bei Artbastarden unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Nicotiana*.

Von Friedrich Brieger.

Die genetischen und zytologischen Untersuchungen an Artbastarden, die in den letzten Jahren durchgeführt worden sind, haben übereinstimmend gezeigt, daß keine prinzipiellen

Unterschiede zwischen Kreuzungen innerhalb derselben Art und Kreuzungen verschiedener Arten untereinander bestehen. Die Besonderheiten, die sich bei Artkreuzungen einstellen, sind

nur extreme Sonderfälle der allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, die wir unter der Bezeichnung „Chromosomentheorie der Vererbung“ zusammenfassen. Eine Ausnahme von dieser Feststellung bilden nur diejenigen Fälle, in denen sich eine Wirkung nicht-genotypischer und daher plasmatischer erblicher Elemente bemerkbar macht. Offenbar besitzen die verschiedenen Sippen, die zu einer Art gehören, in der Regel das gleiche Plasmon, so daß es unmöglich ist, bei intraspezifischen Kreuzungen eine plasmatische Vererbung zu studieren.

Wenn im folgenden als Beispiele vorwiegend Artbastarde der Gattung *Nicotiana* besprochen werden, so soll damit nicht etwa eine Sonderstellung dieser Gattung zum Ausdruck gebracht werden. Im Gegenteil, die Verhältnisse sind hier durchaus typisch. Die Gattung *Nicotiana* ist so vielförmig, die untersuchten Artkreuzungen so zahlreich, daß es kaum ein besseres Illustrationsmaterial gibt¹.

Plasmatische Vererbung.

Bei höheren Pflanzen sind bisher nur sehr wenige Fälle bekannt geworden, in denen ein erblich spezifisches und selbständiges Plasmon neben dem Genotypus oder diesem in seiner Wirkung sogar übergeordnet eine Rolle spielt. Da die Bastarde die Genome beider Elternarten in ihren diploiden Kernen enthalten, während ihr Plasma und damit auch dessen erbliche Komponente, das Plasmon, nur von der Mutter stammt, so muß sich eine plasmonische Vererbung als eine rein mütterliche Vererbung kenntlich machen. Die Existenz einer solchen genetischen plasmatischen Komponente, die ja v. WETTSTEIN sehr eingehend bei Laubmoosen untersucht hat, konnte nur bei den Kreuzungen von Fingerhut- (*Digitalis*-), Weiderich- (*Epilobium*-), Akelei- (*Aquilegia*-) Arten und bei den Nachtkerzen (*Oenotheren*) festgestellt werden. Diesen Fällen steht aber die große Mehrheit der Artkreuzungen gegenüber, bei denen nicht die geringste Spur einer mütterlichen plasmonischen

Vererbung nachgewiesen werden kann. Bei einer so allgemeinen kurzen Darstellung wie der vorliegenden braucht daher kaum auf diese Frage im einzelnen eingegangen zu werden.

In der Regel sind aber reziproke Artbastarde einander gleich. Die zahlreichen Fälle, in denen Bastarde nur in der einen Richtung erhalten werden, nicht aber bei der reziproken Verbindung, bilden nur scheinbar eine Ausnahme davon. Es handelt sich hierbei um die *direkte Auswirkung* von Eigenschaften der Art, die als Mutter bei der Kreuzung verwandt war, nicht um eine *Übertragung* mütterlicher Eigenschaften auf die Nachkommen.

Sehr oft sind reziproke Verbindungen deshalb nicht möglich, weil bei der einen Kreuzung die Pollenkeimung und die Entwicklung des Pollenschlauches nicht in normaler Weise er-

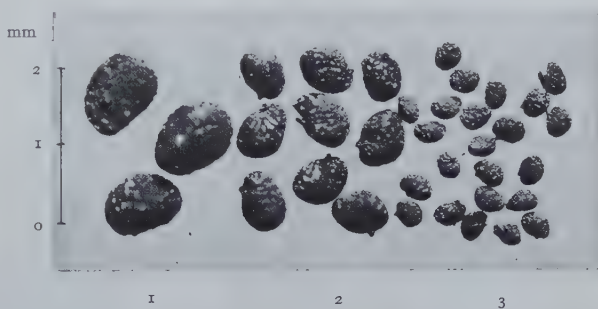


Abb. 1. Samen verschiedener *Nicotiana*-Arten. 1. *N. rustica*, — 2. *N. tabacum*. — 3. *N. Rusbyi*.

folgt, so daß überhaupt keine Befruchtung erfolgt. Irgendeine Regelmäßigkeit in dem Auftreten einer solchen Unmöglichkeit der Kreuzung läßt sich nicht aufstellen.

In manchen Kreuzungen kommt es wohl zu der Bildung von Bastardembryonen in den beiden reziproken Verbindungen, aber die entstehenden Samen sind nur in der einen Kreuzung keimfähig. Meist lassen sich die Gründe für diese Verschiedenheit der Samen nicht übersehen, da sie komplizierter physiologischer Art sind. Daß es sich hierbei aber um eine direkte Wirkung des mütterlichen Organismus handelt, nicht um eine mütterliche Vererbung, kann man dann sehen, wenn es gelingt, einige Individuen in beiden reziproken Verbindungen aufzuziehen. Die Bastardpflanzen sind dann vollkommen gleich. Bei einigen Kreuzungen könnte man die verschiedene Größe der Samen der Elternarten für die verschiedenen Ergebnisse der reziproken Kreuzungen verantwortlich machen. In Abb. 1 sind die Samen von *N. rustica*, *N. tabacum* und *N. Rusbyi* abgebildet. Die Größenunterschiede

¹ In der vorliegenden Arbeit können nur einige wenige wesentliche Punkte besprochen werden. Im übrigen sei auf die ausgezeichnete Darstellung von Renner im „Handbuch der Vererbungswissenschaft“, hrsg. von Baur & Hartmann, Liefg. 7, 1929, hingewiesen. Dort findet man auch eine ausführliche Literaturliste, so daß hier nur bei denjenigen Arbeiten, die dort fehlen, in einer Fußnote Erscheinungsort und -jahr angegeben wird. Eine ausführliche Zusammenfassung der „Genetik der Gattung *Nicotiana*“ hat East (Bibl. Gen. 4, S. 243—310, 1928) veröffentlicht.

sind sehr auffallend. Bei den Kreuzungen dieser Arten untereinander (*rustica* \times *tabacum*) und (*tabacum* \times *Rusbyi*) konnten sich die Bastardembryonen nur in den großen Samen des einen Elters normal entwickeln. In den reziproken Kreuzungen keimten sie nicht.

Einen schönen Beweis, daß die Keimungsfähigkeit solcher Samen manchmal auf dem Einfluß des rein mütterlichen Gewebes auf den Bastardembryo beruht, konnte LAIBACH (1925) erbringen. Er präparierte die Bastardembryonen verschiedener *Linum*-Artbastarde

eine normale Entwicklung zu ermöglichen, wenn es sich auch bei dieser Feststellung vielleicht um eine nicht ganz berechtigte Verallgemeinerung der wenigen Fälle, in denen haploide Individuen bei Blütenpflanzen beobachtet worden sind (Weizen, Tabak, Tomate u. a. m.) handelt. Wenn dagegen verschiedene haploide Genome in einem Bastard vereint sind, dann können diese sich gegenseitig stören.

Eine derartige genotypische Disharmonie kann sich in jedem beliebigen Entwicklungsstadium von der Bildung der Zygote bis zur

Entstehung der Gonen und Gameten störend bemerkbar machen. Sehr häufig können die F_1 -Embryonen sich nicht einmal zu Keimlingen entwickeln. Oft entsteht aus dem noch anscheinend normalen Keimling keine normale Pflanze, sondern an ihrer Stelle kümmerformen mit verbildeten oder kleinen Blättern; oder die Blütenbildung verläuft anormal; oder schließlich unterbleibt die Bildung von Gonen oder von funktionsfähigen Gameten in den sonst normalen Blüten.

Eine genauere Besprechung aller dieser Fälle wäre gleich bedeutend mit einer Behandlung aller möglichen entwicklungsphysiologischen Störungen.

Wir können auf Einzelfälle hier nicht näher eingehen. Zwei allgemeine Regeln, die auch für den Züchter eine große Bedeutung haben, seien jedoch ausführlicher besprochen:

Erstens besteht *keine Parallelität zwischen dem Grade der Verwandtschaft zweier Arten und der Größe der entwicklungsphysiologischen Störungen bei den Bastarden.*

Zu dieser Erkenntnis war zwar bereits GÄRTNER (1849) gelangt. Trotzdem finden sich immer wieder Angaben von einer allgemeinen Parallelität von Artverwandtschaft und Sterilität bei Artbastarden.

Eine sehr gute Illustration der tatsächlichen Verhältnisse geben die Kreuzungen zwischen *Nicotiana*-Arten, die in großem Maßstabe von den verschiedensten Autoren untersucht worden sind. Arten, die zu verschiedenen Sektionen gehören, geben nicht öfter Bastarde miteinander wie Arten der gleichen Sektion.

Die beiden Arten *N. Langsdorffii* und *N. paniculata*, die miteinander nahe verwandt sind, geben miteinander bestenfalls sehr kümmerlich entwickelte Bastardpflanzen. Mit *N. Sanderae*,



Abb. 2: F_1 -Bastarde der Kreuzung *N. paniculata* \times *N. Sanderae* (nach Brieger 1928).

aus den Samenschalen heraus und beobachtete, daß sie sich dann normal weiterentwickeln konnten. Unpräparierte Samen waren nicht keimfähig.

Sterilität der Artbastarde.

Die Sterilität der Artbastarde galt lange Zeit als ein eindeutiges und allgemeines Kriterium einer Artkreuzung. Im Laufe der Zeit sind jedoch eine große Zahl voll oder teilweise fertiler Kreuzungen zwischen Vertretern systematisch einwandfreier Arten beschrieben worden. Wir sehen jetzt in den Entwicklungsstörungen bei Artbastarden, die zu einer mehr oder minder weitgehenden Sterilität führen, einen Ausdruck einer Disharmonie der beiderlei Genotypen. Wir nehmen an, daß zwar jedes Genom einer Art allein, in haploidem Zustande, imstande ist,

einer Art einer anderen Sektion, ist die zuerst genannte Art vollkommen fertil, die zweite liefert höchstens sehr schwach entwickelte Nachkommen, oft mit verbildeten Blättern, unregelmäßigem Sproßaufbau infolge häufigen Absterbens der Vegetationspunkte, die vollkommen steril sind (vgl. Abb. 2).

Besonders auffallend ist es auch, daß die Bastarde zwischen Arten mit ganz verschie-

silien wird er beträchtlich höher. Zwischen diesen krautigen und strauchigen Arten erhält man nun Bastarde, die äußerlich einen vollkommen normalen Eindruck machen und wesentlich rascher zur Blüte kommen als die Elternarten (Abb. 3). Wenn auch die Bastarde *N. Rusbyi* \times *nudicaule* im Vergleich zu *N. Rusbyi* verhältnismäßig klein bleiben, so wachsen sie doch vollkommen normal.



Abb. 3. F_1 -Bastarde zwischen krautigen und strauchigen *Nicotiana*-Arten. 1. *N. suaveolans* \times *N. glutinosa*. — 2. *N. nudicaule* \times *N. Rusbyi*.

denem Wuchstypus vollkommen normal ausfallen können. *N. nudicaule* (Sectio *petunioides*) und *N. suaveolans* (Sectio *petunioides*) sind beides kleine krautige Gewächse, die bei Kultur in Deutschland wenig höher als 50 cm hoch werden. *N. glutinosa* ist dagegen ein Zwergstrauch mit stark verholzten Zweigen, der 1 m Höhe und mehr erreicht. *N. Rusbyi* ist ein langsam wachsender Strauch, der in Deutschland nur in Töpfen im Gewächshause bis zur Blüte gebracht werden kann. Er erreicht dann eine Höhe von etwa 2 m. In seiner Heimat Bra-

Die zweite wichtige Feststellung besteht darin, daß die Ergebnisse einer Artkreuzung ganz verschieden je nach den Ausgangssippen der reinen Arten ausfallen können. Auch hier will ich mich wieder auf die Erwähnung einiger Beispiele unter den *Nicotiana*-Artbastarden beschränken. Bei der bereits erwähnten Kreuzung *N. paniculata* \times *N. Sanderae* erhält man oft gar keine Keimung oder nur kümmerliche Keimlinge. Nur zweimal gelang es mir, auch blühreife Bastardpflanzen aufzuziehen. Diese beiden Individuen unterschieden sich deutlich voneinander, wie Abb. 2

erkennen läßt. Die eine machte einen vollkommen normalen, wenn auch schwächlichen, intermediären Eindruck, die andere zeigte deut-

nien der Arten, in dem eben besprochenen Fall von *N. Sanderae*. Sie können unter Umständen ganz einfach faktoriell bedingt sein. So erhielt



Abb. 4. Kräftige Pflanze der F_1 -Generation der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae*.

lich gestörte Entwicklung. Das gleiche Ergebnis erhielt auch CHRISTOFF (1928)¹.



Abb. 5. Kümmerformen aus der F_1 -Generation der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae*. (Gleicher Maßstab wie in Abb. 4.)

Diese Unterschiede beruhen auf den genotypischen Verschiedenheiten der einzelnen Li-

chen bei der Kreuzung *N. longiflora* \times *N. Sanderae* in allen Fällen, in denen überhaupt Bastardembryonen entstanden, eine Keimung der Samen von 100%. Die Bastardpflanzen selbst waren in der Regel sehr kräftig entwickelt, wie dies bereits seit langem bekannt ist. Bei der Verwendung eines *longiflora*-Individuums, das äußerlich vollkommen normal war, spaltete die F_1 -Generation jedoch zu gleichen Teilen in normale kräftige Bastarde (Abb. 4) und ausgesprochene Kümmerformen (Abb. 5) auf, und zwar ergab sich diese Spaltung in Kreuzungen mit verschiedenen *Sanderae*-Sippen. Die Erklärung für die Spaltung sehe ich darin, daß das betreffende *longiflora*-Individuum heterozygotisch für einen subletalen Erbfaktor war, der jedoch im *longiflora*-Genom recessiv-hypostatisch war. Er spaltet daher in reinen *longiflora*-Linien nicht heraus. Bei der Kreuzung mit *N. Sanderae* erweist er sich dagegen als dominant oder zum mindesten als epistatisch und tritt daher in Erscheinung.

Meist sind jedoch die Entwicklungsstörungen bei Artbastarden in komplizierterer Weise be-

¹ Genetics 13 S. 233—277.

dingt. So erklärt sich auch manchmal die Erscheinung, daß in Kreuzungen in den späteren Generationen Familien herauspalten, die schwerere Entwicklungsstörungen erkennen lassen als die erste Bastardgeneration. Faktoren, die in den reinen Ausgangsarten recessiv-hypostatisch waren, bleiben auch in F_1 latent und spalten erst später heraus.

Chromosomenbindung.

Die Art der Faktorensplaltung hängt von der Art der Verteilung der Chromosomen bei der Reifeteilung ab. Entsprechend den Störungen, die sich bei Artbastarden bei der Reduktions- teilung finden, haben wir auch Störungen der Faktorensplaltung zu erwarten.

Wir können prinzipiell drei Arten der Chromosomenbindung bei der Reifeteilung unterscheiden (Abb. 6).

In dem als Normaltypus zu bezeichnenden Falle paaren sich bei der Reduktionsteilung die homologen Chromosomen, die von den beiden Eltern kommen, miteinander: *Allosyndese*.

Sehr häufig unterbleibt bei Artbastarden die Chromosomenbindung: *Asyndese*.

In seltenen Fällen kommt es zu einer Paarung von Chromosomen innerhalb eines und desselben Genoms, also von Chromosomen, die von demselben Elter herkommen: *Autosyndese*.

Die Erscheinung der Autosyndese ist nicht sehr weit verbreitet. Es ist bisher auch kein Fall genau faktoren-analytisch untersucht, bei dem wenigstens ein Teil der Chromosomen autosyndetisch gebunden sind. Allosyndese und Asyndese sind dagegen sehr weit verbreitete Erscheinungen. Sie sind meist kombiniert, indem nur ein Teil der Chromosomen eines Individuums sich allosyndetisch bindet, während der Rest ungebunden (asyndetisch) bleibt.

Am weitesten ist der *Drosera*-Typus der gemischten Allo-Asyndese verbreitet (Abb. 7). Darunter versteht man die Art der Chromosomenbindung bei den Bastarden zweier Arten mit verschiedener Chromosomenzahl, bei denen alle Chromosomen des Elters mit der niedrigen Chromosomenzahl Partner unter den Chromosomen des anderen Elters finden, während die überzähligen Chromosomen ungepaart bleiben.

Die Stärke der Chromosomenbindung ist bei Artbastarden oft geringer als bei den Vertretern der reinen Elternarten. Bei diesen kann eine Asyndese zwar durch extreme Außenbedingungen hervorgerufen werden. Gewöhnlich tritt aber keine Störung der Bindung einzelner Chromosomen auf.

Einen besonderen Einfluß scheint die Tem-

peratur auf den Ablauf der Reifeteilung und damit die Bindung der Chromosomen auszuüben. Stow (1927)¹ fand in Japan bei verschiedenen Varietäten der Kartoffel, daß sich bei höheren Temperaturen (25—30°C) eine mehr oder weniger weitgehende Asyndese einstellte. Manchmal

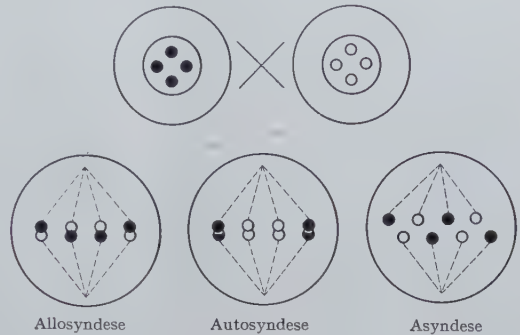


Abb. 6. Schema der Chromosomenbindung bei Artbastarden (nach Brieger 1928).

teilten sich die dabei ungepaart bleibenden Chromosomen bereits in der ersten Reifeteilung, während normalerweise diese Längsteilung erst in der 2. Reifeteilung stattfindet. Bei niedrigen Temperaturen traten dagegen die Chromosomenpaare zu mehreren Sammelchromosomen zusammen. Nur innerhalb eines Bereiches von 15 bis 20°C war der Teilungsablauf normal. Ähnliche Ergebnisse erhielt Stow auch bei Versuchen mit *Tradescantia virginica* und *Paris quadrifolia*. Bei *Gagea lutea* fanden SAKAMURA und STOW (1926)² dagegen bei einer Temperatur von nur 1—2°C normale Pollenentwicklung und bei 25°C schwere Störungen der Reifeteilungen. Umgekehrt beobachtete MICHAELIS (1926)³ bei *Epilobium* eine weitgehende Asyndese

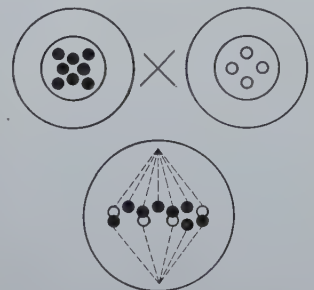


Abb. 7. *Drosera*-Schema der Chromosomenbindung bei Artbastarden.

nach Behandlung

mit niedrigen Temperaturen. Nach eigenen unveröffentlichten Versuchen mit verschiedenen Tabakvarietäten wird bei diesen der Ablauf der Reifeteilungen durch plötzliche Abkühlung von normaler Außentemperatur (etwa 20°C) auf etwa 2° oder plötzliche Überführung in 35° bis 40°C nicht wesentlich beeinflusst. Erst ein Sprung von der einen Extremtemperatur zu

¹ Jap. Journ. Bot. 3, S. 217—238.

² Jap. Journ. Bot. 3, S. 111—137.

³ Planta 1, S. 569—582.

der anderen (35° auf 2° oder umgekehrt) hat einen deutlichen Einfluß.

Diese wenigen Temperaturexperimente, die ja erst einen sehr bescheidenen Anfang der experimentellen Untersuchung darstellen, zeigen doch so viel, daß 1. der Grad der Allosyndese und überhaupt der Ablauf der Teilung stark von der Temperatur (und auch von anderen Außenbedingungen) abhängig ist, und daß sich 2. verschiedene Arten unter entsprechenden Versuchsbedingungen recht verschieden verhalten können.

Bei vielen Artbastarden kann der Ablauf der Reifeteilung leichter gestört werden als bei den reinen Arten. Der Grad der Allosyndese schwankt bereits unter durchschnittlichen normalen in den Pollenmutterzellen eines Pollenfaches stark. Es muß sogar beinahe zweifelhaft erscheinen, ob sich solche Schwankungen der Allosyndese nicht bei der Mehrzahl der Artbastarde einstellen. Hier sind eingehende Nachuntersuchungen dringend erforderlich.

Die Asyndese wird häufig dadurch bedingt, daß die betreffenden Chromosomen keine Partner finden. Dies ist vor allem bei dem typischen *Drosera*-Schema der Fall. Hierbei wird ja eine Art mit x und eine zweite mit $2x$ Chromosomen gekreuzt. (In Abb. 7 sind es 4 bzw. 8 Chromosomen.) Nur die Hälfte der Chromosomen der höherchromosomigen Art findet also einen Partner. Oft geht die Asyndese auch noch weiter, so daß im Extremfalle gar keine Bindung mehr eintritt. Ausgehend von der Beobachtung, daß sich nur homologe Chromosomen paaren, wird oft der Schluß gezogen, daß immer dann, wenn eine Paarung unterbleibt, die Chromosomen nicht homolog sind. Dabei wird zunächst der Einfluß der Außenbedingungen ganz außer acht gelassen. Ferner wissen wir zur Zeit noch gar nichts darüber, welche Verschiedenheiten in den in ihnen enthaltenen Genen zwei Chromosomen aufweisen dürfen, damit eine Paarung noch möglich wird. Besonders mahnen die Beobachtungen von BEADLE und MC CLINTOCK (1928)¹ beim Mais zur Vorsicht. Dort konnte ein einfacher Erbfaktor festgestellt werden, der jede Chromosomenpaarung in reinen Maissippen unmöglich macht. Also schon verhältnismäßig geringfügige faktorielle Unterschiede können zu einem Ausbleiben der Chromosomenbindung führen!

Die Spaltung bei Artbastarden.

Eine Faktorenanalyse ist bisher nur bei allosyndetischen oder allo-asyndetischen Bastarden

durchgeführt worden. Die Verhältnisse, die sich bei Autosyndese ergeben müssen, konnten dagegen bisher noch nicht untersucht werden, da diese Bastarde in den bisher bekannten Fällen steril waren.

Im Prinzip ist die Spaltung in den analysierten Fällen eine normale Mendelspaltung, wenn auch durch Gonen- und Zygotenelimination das Endresultat stark verschoben sein kann. Wir wollen hier nur vier allgemein wichtige Fragekomplexe zur Diskussion stellen: 1. Die Spaltung und Vererbung der Charaktere der Elternarten, 2. das Auftreten von Neukombinationen, die zwischen den Elterntypen vermitteln, 3. das Erscheinen ganz neuer Eigenschaften bei den sog. „extravaganten“ Nachkommen und 4. das Problem einer „konstant-intermediären Vererbung“.

1. *Vererbung der Artcharaktere.* Es kann als eine allgemeine Regel gelten, daß die Eigenschaften der Elternarten in den F_2 - und Folgegenerationen sehr kompliziert aufspalten. Immer wieder treffen wir in der Literatur die Angabe, daß unter zahlreichen F_2 -Individuen nicht zwei gleiche auftraten, und daß Pflanzen, die den reinen Elternarten entsprechen, selten sind oder so gut wie ganz fehlen.

Von ganz besonderem Interesse ist die Frage, wie die Allelen zu denjenigen Gene beschaffen sind, die die Artcharaktere der Elternarten bedingen. Besonders gut sind in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei dem Bastard der beiden *Nicotiana*-Arten *N. Langsdorffii* und *N. Sanderae*, die EAST (1916), SKALINSKA (1921) und BRIEGER (1927, und unveröffentlicht) genauer untersuchten, bekannt.

Diese beiden Arten haben die gleiche Chromosomenzahl, und in den vollkommen fertilen Bastarden findet sich immer eine vollkommene Allosyndese. *N. Langsdorffii*, die äußerlich nur in einer Form bekannt ist — abgesehen von Formen hybridogenen Ursprungs — ist durch rein grüne Blüten und blauen Blütenstaub charakterisiert. Bei *N. Sanderae* kennen wir dagegen sehr viele verschiedene Sippen, die wohl aus der Kreuzung der beiden Stammarten *N. alata* mit elfenbeinfarbenen Blüten, die manchmal grünlich oder violett angehaucht sind, und *N. Forgetiana* mit dunkelroten Blüten hervorgegangen sind. Dabei treten Formen mit rein violetten Blüten und mit weißen Blüten auf. Alle *N. Sanderae*-Pflanzen haben weißlichgelben Blütenstaub. Auf die zahlreichen weiteren Unterschiede der beiden Arten, die ja zu verschiedenen Sektionen gestellt werden, können wir hier nicht näher ein-

¹ Science 68, S. 433.

gehen. Die genetische Analyse der Formenkreise von *N. Sanderae* und ihrer Bastarde mit *N. Langsdorffii* haben unter anderem zu der einwandfreien Feststellung der in Tabelle 1 zusammengestellten Erbfaktoren geführt, die alle klare Spaltungsverhältnisse ergaben. Ich beschränke mich hierbei auf diejenigen Faktoren, die ich selbst eingehend untersucht habe.

Tabelle 1.

<i>Sanderae</i> -Formen		<i>Langsdorffii</i>
CC farbige Blüten	cc weiße Blüten	$C_L C_L$ farbige Blüten
II farbige Blüten	ii elfenbeinfarbene Blüten	$i_L i_L$ elfenbeinfarbene Blüten
RR rote Blüten	rr violette Blüten	$r_L r_L$ violette Blüten
—	nn Außenseite der Kronenzipfel farbig	$N_L N_L$ (Außenseite ohne Anthokyan, mit Chlorophyll)
—	gg Blüten so gut wie ohne Chlorophyll	$G_L G_L$ Blüten grün
—	$b^1 b^1 b^2 b^2$ Pollen weißlich	$B^1_L B^1_L B^2_L B^2_L$ Pollen blau

Es ergeben sich danach für die Elternarten die folgenden Konstitutionsformeln:

N. alata CC ii rr nn gg $b^1 b^1 b^2 b^2$, Blüten elfenbein über violett, Pollen weißlich.

N. Forgetiana CC II RR nn gg $b^1 b^1 b^2 b^2$, Blüten rot, Pollen weißlich.

N. Langsdorffii $C_L C_L i_L i_L r_L r_L N_L N_L G_L G_L B^1_L B^1_L B^2_L B^2_L$, Blüten grün über elfenbein, Pollen blau.

Das Auffallendste bei diesem Faktorenschema ist, daß *N. Langsdorffii*, deren Blütenblätter kein Anthokyan enthalten, doch Erbfaktoren besitzt, die die Verteilung des Anthokyans kontrollieren.

Bei *Antirrhinum*-Artbastarden fanden BAUR und LORSY, daß die wilden Arten *A. Segovia*, *latifolium*, *Ibanyezii*, *molle* u. a. m. über die meisten Mutantentypen von *A. majus* dominant sind. Im einzelnen liegen die Verhältnisse aber doch komplizierter, da nach BAUR, dessen Angaben ich bestätigen kann, die F_1 -Generationen der Kreuzungen dieser Arten mit verschiedenen Sippen von *A. majus* durchaus nicht immer gleich ausfallen:

Bei der Kreuzung von *A. Segovia*, einer schmalblättrigen Art mit weißen Blüten, die am Schlund einen braunen Fleck zeigen, mit einer Reihe von *majus*-Sippen war die F_1 -Generation immer gleich ausgebildet: Wuchs und Blatt-

form normal, Blütenform normal, Blütenfarbe ein helles violett, wohl die „Wildfarbe“ von *majus*. Nur bei der Kreuzung von *Segovia* mit einer *majus*-Sippe, die helleosinfarbene Blüten hatte, waren die Blüten in F_1 rein weiß oder vielmehr sehr hell eosin. Bei der Kreuzung zwischen dem gelbblühenden *A. latifolium* und verschiedenen *majus*-Sippen waren kaum zwei F_1 -Generationen einander ganz gleich.

Da, wie bereits erwähnt, nach den genauen Untersuchungen von BAUR und LORSY die wilden Arten in der Regel über die recessiven Mutanten von *majus* dominant sind, so muß es sich bei diesen Verschiedenheiten der F_1 -Generationen eines Individuums der wilden Art mit den Vertretern verschiedener *majus*-Sippen um die Wirkung von Faktoren der *majus*-Sippen handeln, die in diesen selbst hypostatisch sind und daher bei den Sippenkreuzungen nicht erfaßt werden können. Sie spalten in den Artkreuzungen dagegen heraus. Solche Faktoren lernten wir ja oben bei *N. Langsdorffii* kennen, bei der eine Reihe von Faktoren vorkommen, die Farbe und Verteilung des Anthokyans in den Blütenblättern beeinflussen. (Die Faktoren C_L , r_L und N_L). Da der recessiv-epistatische Faktor für Elfenbein (i) jede Anthokyanbildung in der Blüte unterdrückt, ist eine Analyse der Anthokyan-Faktoren innerhalb der *Langsdorffii*-Sippen unmöglich.

Eine weitere wichtige Frage ist es, warum die F_1 -Bastarde in der Regel intermediär sind. Teilweise wird es sich hierbei wirklich um eine intermediäre Ausbildung der einzelnen, monofaktoriell bedingten Charaktere handeln, indem weder die Allele des einen noch die des anderen Elters dominieren. Daneben kommen auch einwandfrei dominante Allele vor, so daß der Bastard in den durch diese bedingten Außeneigenschaften dem dominanten Elter ganz entsprechen muß (Tabelle 1). Da diese dominanten Allele auf beide Eltern verteilt sind und infolgedessen jede Elternart etwa gleich viele dominante und rezessive Eigenschaften mitbringt, so resultiert ein Bastard, der als Ganzes zwischen den Eltern steht.

Wenn die untersuchten Erbfaktoren die Ausbildung von mehr als einem Charakter beeinflussen, dann können die Dinge ganz besonders kompliziert liegen. Ein Beispiel soll das näher erläutern. Der oben erwähnte Faktor c von *N. Sanderae* bedingt in homocygotem Zustande (cc) nicht nur die Bildung weißer Blüten sondern auch die weißlicher, unregelmäßig geformter und daher eckiger Samen. Alle Pflanzen, die das C - oder C_L -Allel enthalten, haben farbige Blüten und dunkelbraune, abgerundet eiförmige Samen.

Eine Ausnahme von dieser Regel machen jedoch die Pflanzen, die homozygot für den *c*-Faktor von *N. Sanderae* sind und außerdem die Faktoren $B^1_L B^2_L$ von *N. Langsdorffii* enthalten. Sie besitzen zwar weiße Blüten (*cc*) und blauen Pollen ($B^1_L B^2_L$), aber braune rundliche Samen. Die Faktoren $B^1_L B^2_L$, die nicht allel zu *c* sind, sind epistatisch über den einen Effekt von *c*, die Ausbildungsweise der Samen. Im übrigen beeinflussen sich die Faktoren nicht. Die folgende Übersicht soll die Verhältnisse noch genauer veranschaulichen:

Tabelle 2¹.

Konstitution		Pollen	Blüten	Samen
C —	$B^1_L — B^2_L —$	blau	farbig	braun rundlich
C —	$b^1 b^1 B^2_L —$ $B^1_L — b^2 b^2$ $b^1 b^1 b^2 b^2$	weiß	farbig	braun rundlich
cc	$B^1_L — B^2_L —$	blau	weiß	braun rundlich
cc	$b^1 b^1 B^2_L —$ $B^1_L — b^2 b^2$ $b^1 b^1 b^2 b^2$	weiß	weiß	weißlich eckig

2. Auftreten und Fehlen von Zwischentypen. Das Auftreten der verschiedensten Kombinationen der elterlichen Eigenschaften in den Folgegenerationen ist eine so selbstverständliche Konsequenz des Mendelns der Artunterschiede, daß ein näheres Eingehen darauf kaum notwendig ist.

Interessanter ist dagegen das Ausfallen der Zwischentypen, das besonders bei mehr oder minder ausgesprochen sterilen Artbastarden beobachtet worden ist. Dieser Ausfall, der besonders eingehend bei *Nicotiana*-Artbastarden und *Triticum*-Artbastarden untersucht worden ist, beruht sowohl auf einer gonischen wie einer zygotischen Elimination. Es handelt sich dabei vorwiegend um Kreuzungen von Arten mit verschiedener Chromosomenzahl, bei denen die Chromosomenbindung nach dem *Drosera*-Schema erfolgt.

Wenn man die F_2 -Generationen und die Rückkreuzungen mit den Elternarten vergleicht, so kann man allgemein feststellen, daß sowohl was Chromosomenzahl als auch was die einzelnen Charaktere anbelangt, intermediäre Formen ganz fehlen oder doch an Zahl sehr zurücktreten. Die Mehrzahl der Nachkommen entspricht den Elternarten vollkommen oder weist nur vereinzelte Züge des anderen Elters auf.

¹ Der Gedankenstrich in den Konstitutionsformeln bedeutet, daß das betreffende Gen homozygot oder heterozygot vorhanden ist, also z. B. C — = CC oder Cc.

Bei den Weizenkreuzungen, besonders in den Verbindungen von Emmer ($2n = 28$) und Dinkel ($2n = 42$) treten sowohl fast reine Emmer- wie Dinkel-Pflanzen in der Nachkommenschaft auf, die noch außerdem einige Charakterzüge des anderen Elters besitzen, aber nicht ausgesprochen intermediäre Formen.

Bei den Kreuzungen zwischen *Nicotiana tabacum* \times *silvestris* ($n = 24 \times n = 12$) sowie den Kreuzungen *N. rustica* var. \times *paniculata* verhalten sich nach den Untersuchungen von EAST (1921) und GOODSPEED and CLAUSEN (1922, 1927) die Nachkommen, die dem niedrig chromosomigen Elter entsprechen, anders wie die hoch chromosomigen Individuen. Nur die letzteren zeigen Züge beider Eltern häufig vermischt. Die ersten besitzen dagegen fast ausschließlich *paniculata* oder *silvestris*-Charaktere.

Anders scheinen die Dinge bei den Kreuzungen von *N. tabacum* mit den Arten *N. tomentosa* und *N. Rusbyi* ($n = 24 \times n = 12$) (BRIEGER, unveröffentlicht) zu liegen. Hier treten in den Rückkreuzungen zu den niedrig chromosomigen Arten niemals Individuen auf, die diesen Eltern ganz entsprechen, sondern die Nachkommen weichen deutlich von diesen ab. Es gelang in der Kreuzung *tabacum* \times *Rusbyi* sogar nach zweimaliger Rückkreuzung zu *Rusbyi* hochgradig fertile Familien zu züchten, die sich immer noch deutlich von *N. Rusbyi* unterscheiden. Hierbei war besonders interessant, daß neben morphologischen Charakteren von *tabacum* auch ein physiologischer, die Fähigkeit zu schneller Entwicklung, auf die sonst *Rusbyi*-ähnlichen Familien übertragen werden konnte. Reine *tabacum*-Pflanzen kommen nach etwa 4—5 Monaten zur Blüte, reine *Rusbyi*-Pflanzen dagegen erst nach etwa 10 Monaten. In den späteren Generationen der Artkreuzung traten fertile, *Rusbyi* sehr stark ähnelnde Individuen auf, die bereits nach etwa 7 Monaten blühten.

Für den Züchter folgt aus diesen Feststellungen, daß es auch bei hochgradig sterilen Artbastarden, bei denen die Mehrzahl der Kombinationstypen in F_2 und den späteren Generationen ausfallen, möglich ist, innerhalb gewisser Grenzen Kombinationskreuzungen mit Erfolg durchzuführen. Nur müssen eben wegen der starken Elimination größere Individuenzahlen aufgezogen werden als etwa bei voll fertilen Artkreuzungen, bei denen es umgekehrt schwierig ist, die reinen Elternarten wieder rein aus den Kreuzungen zu gewinnen.

3. Das Erscheinen ganz neuer Formen durch die Kombination der elterlichen Eigenschaften, ist eine bei Artkreuzungen sehr weit verbreitete

Erscheinung. Ihre theoretische mendelistische Erklärung mit Hilfe des Polymerieprinzips ist nicht schwierig. Der sichere faktorielle Nachweis der polymeren Bedingtheit dieser „Novitäten“ oder „extravaganten Formen“ ist dagegen schwer zu erbringen. Die Möglichkeit eines mutativen Ursprungs infolge einer hohen Mutationsrate bei den stark heterozygoten F_1 -Bastarden kann zunächst nicht ausgeschaltet werden.

Besonders interessant ist jedoch eine Erscheinung, die zuerst EAST (1921) bei der Kreuzung verschiedener Formen von *N. rustica* mit der monotypischen *N. paniculata* machte. In der Nachkommenschaft dieser Kreuzungen treten nicht nur Formen auf, die der als Elter benutzten *rustica*-Varietät entsprechen, sondern auch Vertreter fast aller anderen *rustica*-Varietäten. Ähnliche Beobachtungen wurden bei verschiedenen Weizenkreuzungen gemacht. Zur Illustration dieser Verhältnisse möchte ich über Beobachtungen an den Nachkommen der Kreuzung zwischen *N. tabacum Cuba* \times *N. Rusbyi* berichten.

Die zahlreichen Formen von *N. tabacum* können nach ihrer Blattform auf 4 Grundformen zurückgeführt werden, die in Abb. 8 abgebildet sind¹. In Abb. 9 sind dann die Blätter von F_1 -Pflanzen einiger *tabacum*-Formen mit *Rusbyi* abgebildet und in Abb. 10 die Blätter von Pflanzen der Rückkreuzung von *N. tabacum Cuba* \times *Rusbyi* zu *Cuba* abgebildet. Jedes Blatt entspricht einem Individuum, und es sei hier eingeschoben, daß die Blattform der *Nicotiana*-Arten weitgehend konstant ist, während ihre Größe stark modifizierbar ist. In der außerordentlich großen Anzahl von Formentypen innerhalb der Rückkreuzung kann man leicht typische Vertreter der vier oben unterschiedenen Grundtypen unterscheiden, daneben aber noch zahlreiche Mischtypen. Das gleiche gilt für den gesamten Habitus, die Blütenform und -farbe usw. Bei der Neukombination der zahlreichen Gene, in denen sich die gekreuzten Arten unterscheiden, wird ungefähr die ganze Variationsbreite der Stammarten wiederholt.

Besonders interessant und für den Züchter wichtig ist, daß manche neue Typen schnell konstant werden. Dies war in sehr starkem Maße bei der bereits mehrfach erwähnten Kreuzung *tabacum Cuba* \times *Rusbyi* der Fall. In Abb. 11 (siehe Abbildungen auf Seite 151 u. 152) sind die Blätter von einigen solchen bereits homozygoten Familien mit denen der beiden Elternarten verglichen. Auch hier entspricht wieder jedem Blatte ein Individuum, und man

erkennt deutlich die weitgehende Homozygotie der Familien an der übereinstimmenden Gestalt der Blätter der Schwesterindividuen. Die Unterschiede der Blattform und der durchschnittlichen



Abb. 8. Grundtypen der Blattform von *N. tabacum*.
1. *Cuba* — 2. *macrophylla*. — 3. *petiolaris*. — 4. *lanceolata*.

Blattgröße zwischen den Eltern und den neuen Rassen ist in den Abbildungen deutlich zu erkennen. Ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei der Untersuchung anderer Charaktere, wie Habitus, Blütenform und -farbe u. a.



Abb. 9. Blätter einiger Varietäten von *N. tabacum* (1. *Cuba*, 2. *macrophylla*, 3. *petiolaris*) von *N. Rusbyi* (4) und ihren F_1 -Bastarden (5—7).

4. Das Vorkommen einer sogenannten „konstant intermediären Vererbung“ bei Artbastarden ist in der Literatur immer wieder beschrieben worden und beinahe ebenso oft widerlegt worden. Zweifellos wird das Ausbleiben einer Spaltung sehr häufig dadurch vorgetäuscht, daß die nur quantitativen Artunterschiede durch viele kumulative Faktoren bedingt sind. Aber daneben sind in den letzten Jahren eine ganze

¹ Die Blätter in Abb. 8—11 sind alle in gleicher Verkleinerung wiedergegeben.

Reihe von Fällen bekannt geworden, in denen sich der F_1 -Typus, der ja meist intermediär zwischen den Eltern steht, tatsächlich konstant weiter vererbt. Die cytologische Untersuchung dieser Fälle hat die Erklärung für das Ausfallen der Mendelspaltung erbracht: Die *Chromosomen-*

teilung, durch die diese Verdoppelung zustande kommt, können ganz verschiedener Art sein. Die Verdoppelung muß in manchen Fällen bei den vegetativen Teilungen erfolgt sein, ohne daß wir etwas Genaueres darüber wissen. Außerdem führen die verschiedensten Störungen der



Abb. 10. Blätter verschiedener Individuen der Rückkreuzung (*N. tabacum* Cuba \times *N. Rusbyi*) \times *N. tabacum* Cuba

zahl ist verdoppelt worden. Bei den Reifeteilungen solcher Individuen mit doppelter Chromosomenzahl findet jedes Chromosom einen homologen und sogar identischen Partner. Die Teilung selbst verläuft daher regelmäßig, und eine Spaltung von Erbfaktoren kann bei der vollkommenen „Homozygotie“ nicht stattfinden¹.

Die Besonderheiten der Kern- und Zell-

Reifeteilungen zu der Entstehung unreduzierter Gonen, die also dann die volle Chromosomenzahl des betreffenden F_1 -Individuums haben (vgl. BRIEGER 1928). Durch die Vereinigung zweier unreduzierter Gonen bzw. Gameten entstehen Individuen mit verdoppelter Chromosomenzahl in den Nachkommenschaften von F_1 .

Eine Chromosomenverdoppelung durch Unregelmäßigkeiten der vegetativen Teilung ist bei Artbastarden von Primeln, Erdbeeren, Nacht-

¹ Vgl. K. BELAR, Züchter Heft I, 1929.

schatten und *Nicotiana*-Arten beobachtet worden, eine solche durch Störungen der Reifeteilungen bei Bastarden innerhalb der Gattungen *Nicotiana*, *Rubus* und vor allem bei der Kreuzung *Raphanus sativus* \times *Brassica oleracea*. In anderen Fällen, zu denen die bekannte *Aegilotriticum*-Form gehört, ist die Entstehungsgeschichte nicht genau bekannt.

Die wenigen angeführten Beispiele zeigen, daß eine Chromosomenvermehrung bei Artbastarden sehr häufig auftritt, und zwar viel häufiger als bei reinen Arten. Ob die relative Häufigkeit der Verdoppelung bei *Solanum*- und *Nicotiana*-Artbastarden einen tieferen Grund hat oder nicht, kann zur Zeit nicht gesagt werden. Man darf dabei nicht übersehen, daß besonders in der Gattung *Nicotiana* mehr Bastarde aufgezogen worden sind als in anderen Gattungen.

In neuerer Zeit ist mehrfach, zuerst wohl von WINGE (1917), die Ansicht vertreten worden, daß verschiedene natürliche Arten, vor allem aber Kulturarten, ihre Entstehung einer Chromosomenverdoppelung in einem Artbastard verdanken. In dieser allgemeinen Formulierung läßt sich diese Anschauung weder beweisen noch widerlegen. Daß es „konstant intermediäre“ Artbastarde gibt, kann nicht bezweifelt werden. Ob man aber diese neuen Formen als neue Arten betrachten will, ist eine Frage des „systematischen Taktes“. Von einer existierenden natürlichen Art ist eine nochmalige Entstehung im Experiment bisher in keinem Falle beobachtet worden.

Für die Art *N. tabacum* mit ihren zahlreichen Kulturformen hat CLAUSEN (1928) eine Entstehung aus dem Bastarde *N. silvestris* \times *N. tomentosa* durch Chromosomenverdoppelung angenommen. Dem gegenüber kann nur darauf hingewiesen werden, daß die genetische Analyse dieser Arten und ihrer Bastarde sowie der anderen Spezies der Gattungssektion *tabacum* es sehr wahrscheinlich erscheinen läßt, daß die charakteristischen Artmerkmale bei jeder Art durch besondere Gene bedingt werden, und daß wir daher *tabacum* nicht durch eine bloße Summierung der Charaktere zweier Arten erhalten können.

Für die Gattung *Triticum* nehmen manche Autoren an, daß die Hauptgruppen der Arten durch die Kombination dreier Chromosomensätze A, B und C entstanden sind. Danach ist



Abb. 11. Blätter homozygoter Familien (2—4), die in der Kreuzung *N. tabacum* Cuba (1) \times *N. Rusbyi* (5) herausgespalten sind. (Siehe auch umseitige Abb.)

- Einkorn mit 14 Chromosomen . . AA
- Emmer mit 28 Chromosomen . . AABB
- Dinkel mit 42 Chromosomen . . AABBCC

In der Gattung *Rosa* nimmt HURST die Existenz von fünf solchen Grundsätzen zu je 7 Chromosomen an. Durch die Kombination

dieser „Septette“ sollen die verschiedenen Arten entstanden sein.

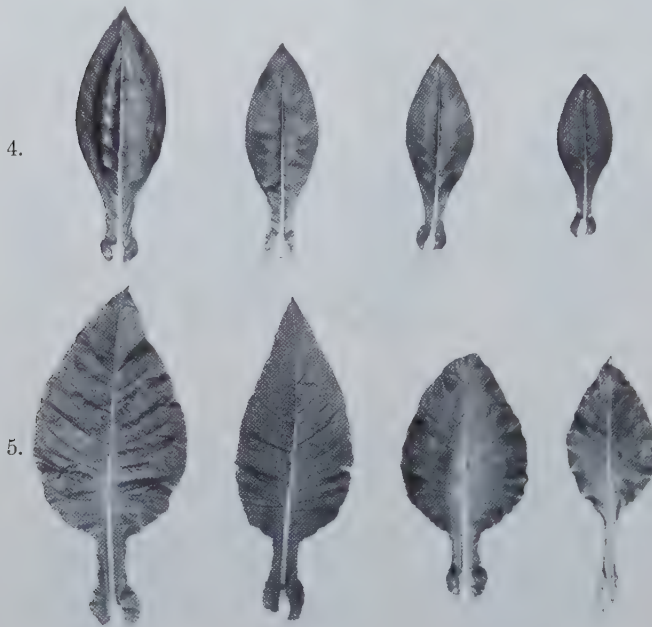


Abb. 11. Blätter homozygoter Familien (2-4), die in der Kreuzung *N. tabacum Cuba* (1) \times *N. Rusbyi* (5) herausgespalten sind. (Siehe auch rückseitige Abb.)

Die züchterische Bedeutung der Artbastarde.

Zum Schluß wollen wir noch einmal kurz auf die allgemeine züchterische Bedeutung der Artkreuzungen hinweisen. Abgesehen davon, daß es von Vorteil sein kann, die üppige Entwicklung vieler Artbastarde auszunutzen, bieten die Folgegenerationen der Kreuzungen mit ihrer Formenmannigfaltigkeit fast unbegrenzte Möglichkeiten für Kombinationszüchtungen. Daß hierbei die Sterilität der Bastarde, wenn sie nicht vollkommen ist, kein unüberwindliches Hindernis darstellt, ist wohl aus den vorangegangenen Auseinandersetzungen deutlich hervorgegangen.

Für die züchterische Ausnutzung von Artkreuzungen gilt aber in besonders hohem Maße, daß eine genaue theoretische Durcharbeitung einer derartigen Kombinationskreuzung im Sinne der modernen Vererbungswissenschaft nicht nur eine Zeit- und Arbeitsersparnis bedeutet, sondern oft für die Erreichung des Zieles unbedingt notwendig ist.

(Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster i. W.)

Das Gen in fremder Erbmasse.

Nach Kreuzungsversuchen mit Zahnkarpfen.

Von **Curt Koswig**.

Keine andere Wirbeltiergruppe ist besser zu genetischen Untersuchungen geeignet als die Fische. Denn eine der wichtigsten Voraussetzungen vererbungswissenschaftlicher Untersuchungen — eine möglichst zahlreiche Nachkommenschaft in relativ kurzer Zeit zu erzeugen — erfüllen in auch nur annähernder Weise Vögel und Säugetiere nicht. Und doch ist bislang in fischereilichen Kreisen nichts geschehen, um durch planmäßige Anwendung der Gesetze, die die moderne Genetik aufgedeckt hat, den Nutzen, den die Fischzucht einbringt, zu steigern. Im Gegenteil dadurch, daß z. B. in einen Karpfenlaichteich stets mehrere Männchen und Weibchen gesetzt werden, ist ein modernes tierzüchterisches Verfahren einfach zur Unmöglichkeit gemacht.

Wie außerordentlich erfolversprechend aber gerade genetische Untersuchungen an Fischen sein können, zeigen die Forschungen mehrerer Genetiker in den letzten Jahren. In diesen

Experimenten wurde allerdings mit solchen Fischen gearbeitet, die wegen ihrer Kleinheit zur Zucht in Aquarien geeignet sind. Als bestes Untersuchungsobjekt erwiesen sich die Zahnkarpfen, kleine, in den Tropen und Subtropen fast der ganzen Welt verbreitete Fische. Die Untersuchungen an ihnen wurden bald von hoher theoretischer Bedeutung. Bei *Oryzias latipes* entdeckte AIDA ('21) und fast gleichzeitig SCHMIDT ('20) bei einer lebendgebärenden Form, *Lebistes reticulatus*, besonders klare Fälle einseitiger männlicher Vererbung einer Reihe äußerer Merkmale, für die die Gene im Y-Chromosom des heterogameten Männchens lokalisiert sind. In jüngster Zeit hat CONSTANTINESCU ('29) an *Panchax panchax* die Vererbung des männlichen Polymorphismus auf ein mendelndes Faktorenpaar zurückführen können und eine Mendelanalyse bei *Rivulus urophthalmus* ('28) gemacht. Durch besonderen Reichtum an Farbvarietäten zeichnet sich der

lebendgebärende Zahnkarpfen *Platypoecilus maculatus* aus. Eine eingehende Erbanalyse dieser Art verdanken wir BELLAMY ('22, '24, '28) und GORDON ('27, '29). Das theoretisch interessanteste an diesen Untersuchungen war die Feststellung der genannten Autoren, daß bei *Platypoecilus* das Weibchen das heterogamete Geschlecht ist, gerade umgekehrt also wie bei einer so nahe verwandten Form wie *Lebistes*. Man wird wohl GOLDSCHMIDT ('28) zustimmen können, der meint, diese auffällige Tatsache so erklären zu können, daß die Fische eine Gruppe darstellen, die erst im Begriff ist, eine Geschlechtsbestimmung durch den X-Chromosomenmechanismus einzuführen und einen \pm -hermaphroditischen Zustand aufzugeben. Ein naher Verwandter des *Platypoecilus*, einer unserer beliebtesten Aquarienfische, *Xiphophorus Helleri* (Abb. 1), zeigt solche Spuren des Hermaphroditismus noch recht deutlich. ESSENBERG ('28) und HARMS ('26) haben die Angaben der Liebhaber bestätigt, daß sehr häufig die Umwandlung von Weibchen in geschlechtsreife Männchen vorkommt. Nun kennen wir leider bei *Xiphophorus* keine Farbvarietäten, die eine Faktorenanalyse möglich machen würden und gegebenenfalls durch ihren Erbgang anzeigen könnten, daß eine genotypische Geschlechtsbestimmung auch bei *Xiphophorus* vorhanden ist, die aber nur so schwach ist, daß die meisten Weibchen noch zu Männchen sich umwandeln können.

Xiphophorus kann jedoch sehr leicht mit *Platypoecilus*, einer genetisch gut bekannten Form, gekreuzt werden, und die entstehenden Gattungsbastarde sind ausgezeichnet fertil. Ich habe die Kreuzung häufig ausgeführt, in der Absicht, Farbgene des *Platypoecilus*, die, wie GORDONS Arbeit gezeigt hat, im X-Chromosom gelegen sind, in die Bastarde einzuführen und durch Beobachtung, welchem Geschlecht bestimmte Farbklassen der F_2 angehören, Rückschlüsse auf den Geschlechtsbestimmungsmodus des *Xiphophorus* zu machen. Über diese Untersuchungen werde ich später an anderer Stelle berichten.

Daneben boten aber die Bastarde und ihre Nachkommen eine unerwartete Fülle von interessanten Tatsachen, über die ich zum Teil bereits früher berichtet habe und die hier

zusammengefaßt und ergänzt dargestellt werden sollen.

Eines der Gene, das in die F_1 durch Kreuzung eingeführt wurde, bedingt bei der Varietät Nigra des *Platypoecilus* einen breiten schwarzen Keil auf den Seiten des Körpers, wobei aber

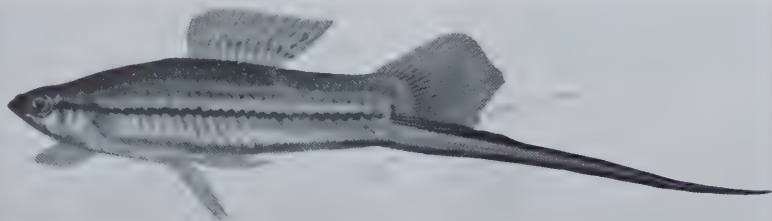


Abb. 1.

der Kopf und eine große dorsale Partie des Fisches ungeschwärzt bleiben (Abb. 2). Das Gen N, das diese Eigenschaft bedingt, liegt im X-Chromosom, wovon die Männchen zwei, die Weibchen nur eins besitzen, und ist dominant. Der F_1 -Bastard aus der Paarung eines Nigra-*Platypoecilus*-Männchens mit einem *Xiphophorus*-Weibchen ist schwarz. Aber die Ausbreitung des schwarzen Areals ist weit größer als im *Platypoecilus*-Elter (Abb. 3).

Mit Ausnahme eines kleinen dorsalen kranialen Teils ist der ganze Körper von einem tiefen Schwarz bedeckt, die Flossen bleiben jedoch hell.

Wie verhalten sich nun andere Farbgene des *Platypoecilus* im Gattungsbastard? Zu Nigra scheint ein anderes Gen, von GORDON als Spotted (Sp = gescheckt) allelomorph zu sein.



Abb. 2.



Abb. 3.

Durch Sp werden auf dem ganzen Körper des *Platypoecilus*, einschließlich der Flossen, feinste schwarze Tüpfelchen gebildet, die bei vielen Exemplaren im Schwanzabschnitt am zahlreichsten sind (Abb. 4). Der Bastard dieser Farbvarietät mit *Xiphophorus* zeigt ebenfalls eine sehr starke Vermehrung des schwarzen

Farbstoffes. An die Stelle kleiner Tupfen sind große schwarze Flecke getreten, die auf dem Körper vielfach ineinander übergehen, so daß große schwarze Areale entstehen. An solchen Stellen kann die Bildung des Melanins so stark



Abb. 4.

werden, daß es auf dem Körper „keinen Platz mehr hat“ und in Form melanotischer Geschwülste sich von dem Körper der Bastarde erhebt.

Abb. 5 zeigt ein solches melanombehaftetes Bastardmännchen. Ventral, an der Basis der Schwanzflosse, ist eine kleine schwarze Ausbuchtung erkennbar: der Sitz einer melanotischen Geschwulst. Auch an anderen Körperstellen können diese Pigment-



Abb. 5.

haufen auftreten, besonders häufig an den Körperseiten in der Höhe von Rücken- und Afterflosse.

Der durch die Gene *N* und *Sp* erzeugte Farbstoff ist ein Melanin, ein Stoff, dessen chemische Konstitution uns zwar noch unbekannt ist,



Abb. 6.

dessen Entstehung aus bestimmten Aminosäuren aber sicher ist. Wie bei fast allen Fischen, so sind auch bei *Platypoecilus* an der Ausbildung der Färbung neben Melaninen Farbstoffe ganz anderer chemischer Natur, die Lipochrome (Fettfarbstoffe), beteiligt. Das dominante Gen *Dr* bedingt die Bildung roten Lipochroms in der Rückenflosse und an ihrer Basis auf dem Körper. Ein *Dr-Platypoecilus* ist grau, nur seine

Rückenflosse hebt sich deutlich rot ab. Eigenartigerweise erfährt auch die Bildung roten Lipochroms im Gattungsbastard mit *Xiphophorus* eine höchst intensive Steigerung. Der ganze Körper, ausschließlich einer weißlichen Partie des Bauches, ist von einem leuchtenden Rot bedeckt (Abb. 6).

Worin ist nun diese außerordentliche Steigerung der Wirkung chemisch ganz verschiedene Stoffe erzeugender Gene bedingt? Zwei Möglichkeiten sind gegeben: entweder beruht die Wirkungsstärke von *N*, *Sp* und *Dr* auf dem Zusammenarbeiten mit anderen Genen, durch die sie modifiziert werden und die in *Platypoecilus* und *Xiphophorus* verschieden sind, oder es kommt auf das Eiplasma an, das bei beiden Arten ein verschiedenes sein und den Farbgenen eine verschieden günstige Reaktionsbasis bieten könnte. Die bisher beschriebenen Kreuzungen beziehen sich alle auf die Paarung eines *Platypoecilus*-Männchens bestimmter Farbvarietät mit einem *Xiphophorus*-Weibchen. Die Gene *N*, *Sp* und *Dr* mußten also immer mit artfremdem Eiplasma zusammenarbeiten. Setzt man aber die reziproken Kreuzungen an, so dient das *arteigene* Plasma den Farbgenen als Reaktionsbasis. Ich habe bei der Ausführung der reziproken Kreuzung rechte Schwierigkeiten gehabt, da die *Xiphophorus*-Männchen nicht so leicht zu einer Paarung mit einem artfremden Weibchen zu bewegen sind. So ist mir nur die Kreuzung eines rotflossigen (*Dr*-) *Platypoecilus*-Weibchens mit einem *Xiphophorus*-Männchen gelungen. Das Gen *Dr* liegt im X-Chromosom. Da bei *Platypoecilus* das Weibchen das heterogamete Geschlecht ist, führt es das Gen *Dr* nur einmal, sein Y-Chromosom hat keinen Farbfaktor; daher kann nur die eine Hälfte der Nachkommen das Gen *Dr* erhalten, die andere ist farbgenlos und daher grau gefärbt, ähnlich einem *Xiphophorus*. Alle *Dr*-Nachkommen dieser Kreuzung zeigten genau die gleiche weite und intensive rote Farbstoffbildung wie sämtliche Nachkommen in der oben beschriebenen reziproken Kreuzung. Da in diesem Fall das Gen *Dr* aber in dem arteigenen Plasma wirkt, kann seine gesteigerte Wirkung nur auf modifizierenden Genen beruhen, die mit dem *Xiphophorus*-Spermium in das entstehende Bastardindividuum eingeführt wurden. Mutatis mutandis gilt dasselbe für die Paarung *Xiphophorus*-Weibchen \times *Dr-Platypoecilus*-Männchen. Diese Tatsachen scheinen mir von einigem Interesse zu sein. Aus ihnen ist zu ersehen, daß die Wirkung eines Gens nicht nur von diesem selbst und seiner Quantität abhängt, sondern auch

von der anderer Gene stark beeinflußt werden kann. Modifikationsfaktoren zu einem bestimmten Gen innerhalb derselben Spezies hat die Erbllichkeitsforschung häufig analysiert; unser Fall gewinnt dadurch an Interesse, als hier Gene des *Xiphophorus*, die irgendwelche, uns nicht näher bekannte andere Lebensvorgänge kontrollieren, plötzlich als Modifikatoren zu einem Gen wirken können, wenn dieses mit ihnen im gleichen Organismus vereinigt wird.

Eine Frage, die die theoretische Genetik stark erörtert, ist die, wie weit bei verwandten Arten homologe Gene vorkommen, wobei morphologisch und physiologisch identische Phänotypen verwandter Arten als Träger substantiell gleicher Gene angesehen werden. In diesem Sinne werden die Gene, die bei Katzen, Hunden, Hausratten, Hausmäusen, Kaninchen und Rindern den gleichen schieferblauen Phänotypus bedingen, als homolog bezeichnet. Unsere Untersuchungen zeigen, daß man in der Homologisierung von Genen nicht allein bei gleichem, sondern auch bei ähnlichem Phänotypus Schlüsse zu ziehen berechtigt ist. So werden wir die mannigfaltigen Scheckungsformen, die wir bei unseren domestizierten Säugetieren finden, als durch homologe Gene bedingt ansehen können. Ob derartige homologe Gene trotz verschiedenen Phänotyps qualitativ und quantitativ identisch sind, wie in unseren Fällen, oder ob sie in verschiedenen Arten qualitativ gleich, aber quantitativ verschieden vorhanden sind, muß jedesmal, soweit möglich, durch eine Kreuzungsanalyse entschieden werden.

Kehren wir nach diesem Ausflug ins Theoretische zu unseren Gattungsbastarden zurück. Wir schlossen aus den Kreuzungen der rotflossigen *Platypoecilus* mit *Xiphophorus* auf Modifikationsfaktoren in der Erbmasse des *Xiphophorus* zu dem Gen *Dr*. Wenn die rote Farbe tatsächlich durch mendelnde Gene beeinflußt wird, so muß in den F_2 - und in den Rückkreuzungsgenerationen (F_2R) eine Aufspaltung stattfinden. In den F_2R mit *Xiphophorus* und nicht rotflossigen *Platypoecilus* muß erstens eine Aufspaltung in rote und graue Fische im Verhältnis 1:1 stattfinden, zweitens müssen unter den *Dr*-Individuen verschieden stark rot ausgefärbte Fische sein. In diesem Zusammenhang interessiert uns nur die zweite Frage. Die Modifikatoren, die durch *Xiphophorus* in den Bastard eingeführt wurden, sind dominant. Die F_2R mit der homozygot dominanten Art kann also nur *Dr*-Tiere ergeben, die mindestens so rot sind wie ihr F_1 -Elter. Die Erwartung wurde vollkommen erfüllt. Anders die

F_2R mit *Platypoecilus*. Dieser besitzt die Modifikationsgene nicht oder führt rezessive Allelomorphe zu ihnen. Die F_2R muß also eine Aufspaltung ergeben. Tatsächlich traten alle denkbaren Übergangsstufen auf von Fischen, die so rot waren wie ihr F_1 -Elter bis zu solchen, die nur noch in der Rückenflosse den roten Farbstoff zeigten, wie es für reine *Platypoecilus* charakteristisch ist.

Für die Gene *N* und *Sp* konnten wir in der F_1 -Generation die verstärkte Pigmentbildung nicht als zweifellos genbedingt nachweisen. Hier blieb die Möglichkeit eines modifizierenden Einflusses des artfremden *Xiphophorus*-Eiplasmas noch bestehen, bis auch in diesen Fällen die F_2R das Vorhandensein von Modifikatoren deutlich erwiesen.

Der Nigra- F_1 -Bastard ist ja noch nicht am ganzen Körper schwarz gefärbt; wenn die Modi-



Abb. 7.

fikatoren im homozygoten Zustand, wie er zum Teil in den F_2R -Fischen mit *Xiphophorus* realisiert werden muß, stärker wirken als heterozygot im F_1 -Bastard, so müssen neben Fischen, die so schwarz sind wie die F_1 , auch Tiere mit stärkerer Melaninbildung auftreten. Abb. 7 zeigt ein am ganzen Körper schwarzes F_2R -Tier. Bei ihm ist die Melaninbildung im Schwanz so stark, daß die Schuppen — wie es die Abbildung gut zeigt — von dem Pigment hochgedrängt werden und vom Körper absteilen. Auch auf die Schwanzflosse hat die Melaninbildung bereits übergreifen. Die Rückkreuzung mit *Platypoecilus* liefert dagegen wieder alle Übergänge von Fischen, die nur den für *Platypoecilus* charakteristischen Schwärzungsgrad haben, bis zu Individuen, die so wie ein F_1 gefärbt sind. Auch in diesem Fall wurde die Erwartung erfüllt.

Bereits vor dem Kriege hat GERSCHLER Bastarde zwischen *Platypoecilus* und *Xiphophorus* beschrieben. Allerdings arbeitete er nicht mit Farbvarietäten, sondern mit der grauen Stammform des *Platypoecilus*. Die interessanten Tatsachen, die oben erwähnt wurden,

blieben GERSCHLER daher verschlossen. Dagegen spricht er ausführlicher von dem Luxurieren seiner Bastarde, die beide Elternarten an Größe bedeutend übertrafen. Allerdings ist der Größenunterschied zwischen *Platypoecilus* und den F_1 -Fischen ein höchst auffälliger. Dagegen habe ich viele *Xiphophorus* besessen, die es in der Größe durchaus mit den Bastarden aufnehmen konnten. Die Größe wechselt bei *Xiphophorus* außerordentlich, neben äußeren Einflüssen, wie Größe des Wohnraums und

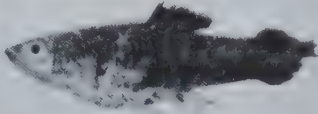


Abb. 8.

Fütterung, spielen endogene Faktoren, wie z. B. der Zeitpunkt des Eintritts der Geschlechtsreife, für das Wachstum eine große Rolle. Sehr aufgefallen ist es mir immer, daß die Gene *Dr* und *N* auf das Wachstum der Bastarde von großem Einfluß sind. Zwischen schwarzen (*N*) und rotflossigen (*Dr*) reinen *Platypoecilus* bestehen keine nennenswerten Längenunterschiede. Ich habe ein *Xiphophorus*-Weibchen mit einem *Platypoecilus*-Männchen gekreuzt, das in seinem

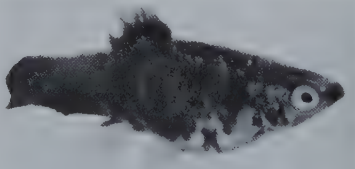


Abb. 9.

einen X-Chromosom das Gen *Dr*, in dem anderen das Gen *N* führte. Die Nachkommenschaft bestand aus 84 schwarzen und 81 roten Fischen. Ich habe schon 1928 kurz auf die eigenartigen Unterschiede in der Länge der roten und der schwarzen Männchen hingewiesen. Alle Tiere wurden unter gleichen Bedingungen gehalten und sind fast gleichzeitig getötet worden. Äußere Einflüsse können für die verschiedene Größe also nicht verantwortlich gemacht werden. Auch der Zeitpunkt der geschlechtlichen Differenzierung ist bei beiden Farbklassen der gleiche, und dennoch ergaben Messungen für die roten Männchen einen Durchschnittswert

der Länge von 5,90 cm (Zahl der untersuchten Fische $n = 20$), die schwarzen dagegen erreichten nur eine durchschnittliche Länge von 4,5 cm ($n = 50$). Eine Erklärungsmöglichkeit wäre die, daß mit *N* ein Gen gekoppelt vererbt würde, das das Längenwachstum einschränkt. Da aber in den F_2 - und F_2R -Generationen die schwarzen Fische jede denkbare Körperform vom breiten kleinen *Platypoecilus*-Typ bis zur schlanken, langen *Xiphophorus*-Form zeigen, ist eine Faktorenkoppelung wenig wahrscheinlich. Die Gründe liegen wohl auf anderem Gebiet. Unter den schwarzen Fischen hatte ich einige männliche Tiere, die sich in ihrer geschlechtlichen Differenzierung um mehrere Monate verspäteten. Diese schwarzen Bastarde zeigen ihren gleichgefärbten, geschlechtlich normal differenzierten Brüdern gegenüber eine bedeutendere Größe (bis zu 6,15 cm). Das deutet darauf hin, daß bei Anwesenheit des Gens *N* in den F_1 -Bastardmännchen das Wachstum dann verlangsamt oder eingestellt wird, wenn die reife männliche Keimdrüse durch ihr Hormon in den Stoffwechsel und damit in das Formbildungsgeschehen eingreift. Während *N*, das die Melaninbildung kontrolliert und dadurch irgendwie mit dem Eiweißstoffwechsel korreliert ist, bei Anwesenheit eines bestimmten Hormons auf das Wachstum von Einfluß ist, wird dieses durch *Dr*, das einen Fettfarbstoff bildet, nicht aufgehalten. In der Nachzucht der roten F_1 -Bastarde treten kleine und sehr große rote Fische auf. Auch in diesem Fall ist eine Koppelung eines besonderen, das Längenwachstum beeinflussenden Erbfaktors mit *Dr* durchaus unwahrscheinlich. Immerhin zeigen die F_2 - und F_2R -Generationen, daß nur im Fall einer ganz bestimmten Faktorenkombination, wie sie im F_1 -Bastard vorliegt, eine Reaktionsbasis gegeben ist, auf der *N* und *Dr* im Zusammenarbeiten mit dem männlichen Hormon das Wachstum verschieden beeinflussen.

Recht eigenartige Abänderungen der normalen Wachstumsvorgänge treten bei Rückkreuzung der gescheckten (*Sp*-) Bastarde mit *Xiphophorus* auf. Neben Fischen, die im Ausmaß der schwarzen Färbung ihrem F_1 -Elter ähneln, treten bedeutend schwärzer gefärbte Fische auf. Sehr häufig kommt es auch bei ihnen zu einer pathologischen Überproduktion von Melanin, so daß melanotische Geschwülste entstehen. Besonders oft kommen diese Melanombildungen auf den Flossen vor, die dadurch ihr normales Wachstum nicht durchführen können. Abb. 8 zeigt einen Fisch, bei dem in der Rückenflosse die harten Flossenstrahlen den im Übermaß ge-

bildeten Melanophoren noch Widerstand leisten konnten und erhalten geblieben sind, während das zwischen ihnen liegende weiche Gewebe sich nicht normal ausbilden konnte, so daß die Flosse ein merkwürdig gezacktes Aussehen erhält. In der Schwanzflosse haben sich nur einige Strahlen noch normal entwickelt. Die meisten sind nicht voll ausgebildet, die Flosse erreicht dadurch nur etwa $\frac{2}{3}$ ihrer normalen Länge. Ein Geschwister dieses Fisches, das Abb. 9 darstellt, ist noch monströser geraten, ihm fehlt der Schwanz nahezu völlig. Beide Fische sind in ihren Bewegungen naturgemäß stark behindert, es sieht eigenartig aus, diese Tiere zwischen ihren grauen, gesunden Geschwistern, die elegant und rasch durch das Wasser eilen, unbeholfen herumwackeln zu sehen.

Soweit mir bekannt ist, haben sich Kreuzungen zwischen Angehörigen verschiedener Tiergattungen, die sich in ihrem Genschatz so stark unterscheiden wie *Xiphophorus* und *Platy-poecilus*, deren Bastarde aber so ausgezeichnet fertil sind, bisher nicht durchführen lassen. Auf diese Weise konnten wir die Reaktionsnorm eines Gens in Kombination mit beliebig vieler artfremder Erbmasse studieren. Unsere diesbezüglichen Untersuchungen zeigten — was vielleicht auch dem Praktiker einmal nützlich sein kann —, daß die innerhalb einer Art nicht zu steigernde Wirkung eines Erbfaktors dadurch verstärkt werden kann, daß er mit artfremden Genen kombiniert wird; sie zeigten zweitens, daß ein Erbfaktor, der innerhalb der gesunden Erbmasse einer Art keine Störungen bedingt, in bestimmten Kombinationen mit artfremder, in sich aber ebenfalls durchaus gesunder Erbmasse eine pathologische Wirkung entfalten kann.

Literaturverzeichnis.

AIDA, T. ('21): On the inheritance of color in a fresh-water fish, *Aplocheilichthys latipes*, Temmick & Schlegel, with especial reference to sex-linked inheritance. *Genetics* 6, 6 554—573.

BELLAMY, A. W. ('22): Sex-linked inheritance in the teleost *Platy-poecilus maculatus* G. *Anat. Rec.* 24, 419—420. — ('24): Bionomic studies on certain teleosts. I. *Genetics* 9, 513—529. — ('28): Bionomic studies on certain teleosts. II. *Genetics* 13, 3, 226—232.

BLACHER, L. J. ('27): Materials for the genetics of *Lebistes reticulatus*. *Trans. Lab. Exp. Biol. Moscow* 3, 139—152. — Ebendort 4, 244—252.

CONSTANTINESCU, G. K. ('28): Kreuzungsversuche mit *Rivulus grophthalmus*. *Z. ind. Abst. u. Vererbungsl.* 47, 341.

ESSENBERG, J. M. ('28): Complete sex reversal in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri*. *Biol. Bull.* 51, 98—111.

FRASER, A. C., and M. GORDON ('29): The genetics of *Platy-poecilus* II. *Genetics* 14, 2, 160—179.

GERSCHLER, M. W. ('14): Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontidengattungen. *Z. ind. Abst. Vererbungsl.* 12, 73—96.

GOLDSCHMIDT, R. ('28): Einführung in die Vererbungswissenschaft. Verlag Julius Springer.

GORDON, M. ('27): The Genetics of a viviparous topminnow, *Platy-poecilus*; the inheritance of two kinds of melanophores. *Genetics* 12, 253—283.

HARMS, J. W. ('26): Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F_1 -Generation. *Zool. Anz.* 67, 67—79.

HÄUSSLER, G. ('28): Über Melanombildungen bei Bastarden von *Xiphophorus helleri* und *Platy-poecilus maculatus*. *Klin. Wschr.* 7, 1561—1562.

KOSSWIG, C. ('27): Über Bastarde der Teleostier *Platy-poecilus* und *Xiphophorus* I. *Z. ind. Abst. u. Vererbungsl.* 44. — ('28): Ebenso II; *ibidem* 47, 150—158. — ('29a): Über die veränderte Wirkung von Farbgenen des *Platy-poecilus* in der Gattungskreuzung mit *Xiphophorus*. *Ibidem* 50, 63—73. — ('29b): Über Geschwulstbildungen bei Bastarden. *Z. ind. Abst. u. Vererbungsl.* 52 (im Druck).

SCHMIDT, J. ('20): The genetic behavior of a secondary sexual character. *C. r. trav. Lab. Carlsberg* 14, 8.

Eine zusammenfassende Darstellung aller genetischen Untersuchungen an Fischen gibt GOODRICH, H. B. ('29): Mendelian inheritance in fish. *Qu. Rev. Biol.* 4, 83—99.

(Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Halle a. S.)

Notwendigkeit, Wege und Ziele einer forstlichen Pflanzenzüchtung.

Von H. Kamlah.

Die Notwendigkeit und die Möglichkeit, unsere Waldbäume durch züchterische Bearbeitung zu verbessern, sind gerade in neuerer Zeit des öfteren erörtert worden, ohne daß aber bisher dieser Frage die Beachtung geschenkt worden wäre, die sie eigentlich verdiente. Es unter-

liegt wohl keinem Zweifel, daß die Forstwirtschaft auf Mittel und Wege sinnen muß, die Holzerträge zu steigern, wenn auch fernerhin der Weltholzbedarf gedeckt werden soll. Einem steigenden Bedarf steht aber auch heute noch ein ständiger Verlust von größeren Waldbe-

ständen gegenüber. Der vor allem in Sibirien und Canada noch am Walde betriebene Raubbau, der entweder nur Holz oder auch Holz und neues Ackerland schaffen soll und der mit einem völligen Abtrieb der Bestände verbunden ist, mag augenblicklich noch mit wirtschaftlichem Vorteil verbunden sein, auf die Dauer muß er sich aber doch am Weltmarkt bemerkbar machen. Es wird über kurz oder lang zur Notwendigkeit werden, früher verwüstete Waldflächen wieder aufzuforsten, was sich bekanntlich nur in längeren Zeiträumen durchführen läßt und immer mit einem erheblichen Maß von Mißerfolgen, Kosten und Anstrengungen verbunden ist. Außerdem setzen diese Aufforstungen einen geregelten Forstbetrieb gerade in den Ländern voraus, wo er bis heute gar nicht oder nur in seinen Anfängen vorhanden ist. Es sind daher für die Holzwirtschaft früher oder später schwierige Zeiten zu erwarten. Sie werden von denjenigen Ländern am besten überstanden werden, die ihre Waldbestände zur höchsten Leistungsfähigkeit gebracht haben.

Eine Steigerung der Holzerträge wird sich auch in den deutschen Wäldern noch erreichen lassen durch Verbesserung der Kulturmethode und durch sorgfältigste Auswahl der für jede Holzart passendsten Standorte. Selbst die besten Kulturmethode werden aber nicht zu einem vollen Erfolg führen, wenn das Baummaterial selbst nicht genügend leistungsfähig ist. Dies ist ein Punkt, dem bisher fast gar keine Beachtung geschenkt worden ist. Eine dauerhafte Steigerung der Leistungsfähigkeit ist aber nur durch systematische züchterische Bearbeitung zu erreichen.

Es wäre müßig, hier auf die großen Erfolge der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung hinzuweisen. Sie sind auch in forstlichen Kreisen allgemein bekannt und des öfteren erörtert worden. Man hat sich aber trotzdem bisher gescheut, daraus für die Forstgewächse die so naheliegenden Schlußfolgerungen zu ziehen. Das hat im wesentlichen zwei Gründe. Einmal sagt man, daß man nach den Erfahrungen der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchter mit mindestens 6—8 Generationen zu rechnen habe, um zu einem nennenswerten Erfolg zu kommen. Die gleiche Zahl von Generationen erfordere bei Waldbäumen einen Zeitraum von über 500 Jahren, und damit sei eine forstliche Pflanzenzüchtung von vornherein zur Unmöglichkeit gemacht. Zum anderen steht man auf dem Standpunkt, daß alles, was an „Züchtung“ bei Waldbäumen möglich und notwendig sei, im geregelten Forstbetrieb schon ohnehin geschehe.

Bei den mehrfachen Durchforstungen eines Bestandes werde im Laufe der Zeit alles Minderwertige ausgeschieden, und nur die besten Stämme bleiben erhalten, aus deren Samen allein sich der Bestand verzüngle. Dieser Gedankengang wird nicht nur auf Naturverzüglungen angewendet, sondern auch auf Bestände, die durch Pflanzung erneuert werden, indem man die Ansicht vertritt, daß der Samen zur Erziehung der Pflanzen auch schon aus durchforsteten, also „züchterisch ausgelesenen“ Beständen stammt.

Es wäre leichtsinnig, wollte man die Schwierigkeiten verkennen, die der forstlichen Pflanzenzüchtung infolge der langen Lebensdauer des Einzelindividuums entgegenstehen. Es muß aber betont werden, daß es gar nicht notwendig zu sein braucht, für die züchterische Beurteilung eines Baumes seine Hiebsreife abzuwarten. Es können im Gegenteil gerade die Eigenschaften der jungen Pflanze für ihre Brauchbarkeit oder Unbrauchbarkeit den Ausschlag geben. Wir werden hierauf bei Besprechung der Zuchtziele noch einmal zurückkommen.

Gegen die weitverbreitete Ansicht, daß die Durchforstungen als züchterische Auslese wirken, kann nicht entschieden genug Stellung genommen werden. Das Äußere eines Baumes, nach der die Durchforstungsauslese ausschließlich erfolgen kann, sagt zunächst gar nichts über seine erbliche Veranlagung. Diese aber allein ist ausschlaggebend für seinen züchterischen Wert. Sie kann nur erkannt werden durch die Prüfung einer genügend großen Zahl von Nachkommen. Es ist jedem landwirtschaftlichen Pflanzenzüchter eine bekannte Tatsache, daß, wenn er aus einem Formengemisch, einer sog. Population, 100 gleich gute Pflanzen aussucht, sich die Nachkommen derselben nicht gleichmäßig verhalten, sondern daß einige durchweg gut, andere durchweg schlecht sind. Nur die ersten sind für den Züchter brauchbar; alle anderen werden ausgeschieden, obwohl sie von gleich guten Ausgangspflanzen abstammen. Außerdem übersehen die Forstleute, daß durch die Durchforstungen allerhöchstens das an dem betreffenden Standort gerade vorhandene Material verbessert werden könnte, ohne zu wissen, ob dieses Material für den Standort auch das geeignetste ist. Im allgemeinen geben die Forstleute den bodenständigen Rassen gegenüber den fremden den Vorzug, und solange nicht genügend Versuche zur Klärung der Rassen- und Standortfrage durchgeführt sind, ist diese Vorsicht sicher das Richtige. Wir möchten aber doch in dieser Beziehung auf das Beispiel des

„Petkuser Roggens“ hinweisen, der auf seinem Siegeszug auch eine ganze Reihe bodenständiger Landsorten in klimatisch sehr verschiedenen Gegenden verdrängt hat.

Welche Wege kann nun eine forstliche Pflanzenzüchtung einschlagen? Es ist die erste Aufgabe, aus dem vorhandenen bunten Formengemisch die besten Rassen herauszufinden und diese in erster Linie zur Samengewinnung heranzuziehen. Es handelt sich also zunächst um reine „Auslesezüchtung“. Ein Kreuzen verschiedener Rassen einer Art oder sogar verschiedener Arten, um auf diese Weise neue wertvolle Formen zu erzeugen, kann erst in zweiter Linie in Betracht kommen. Diese Kreuzungszüchtung könnte nur bei denjenigen Holzarten, die vegetativ vermehrt werden, zu raschen Erfolgen führen, und das sind verhältnismäßig wenige.

Der Gang der Auslesezüchtung, wie er u. E. der richtige wäre, sei kurz an dem Beispiel der Kiefer besprochen. In den verschiedenen Kiefernbaubezirken Deutschlands, bei deren Abgrenzung auf möglichst unterschiedliche Klima- und Bodenbezirke zu achten ist, werden Bestände, die den Ansprüchen des Forstmannes für den betreffenden Bezirk am ehesten entsprechen und die noch etwa 15 Jahre vor ihrer Hauptnutzungsperiode stehen, ausgewählt. Wichtig für die züchterische Brauchbarkeit solcher Bestände ist die Sicherheit, mit der ihr Ursprung und der der unmittelbar angrenzenden Bestände festgestellt werden kann. Am geeignetsten sind Naturverjüngungen, da sie sicher aus der Standortrasse hervorgegangen sind. Sind solche nicht vorhanden, so kommen noch Bestände in Frage, zu deren Begründung der Samen nachweislich aus einer in dem betreffenden Gebiet gelegenen Darre geliefert wurde. Die Herkunft des ausgewählten Bestandes muß auf jeden Fall feststehen, denn wenn einmal die Kiefern verschiedener Gebiete auf ihren Anbauwert hin geprüft werden sollen, so muß auch sicher sein, daß ihre Ahnen in diesen Gebieten erwachsen und nicht von irgendwoher eingeführt worden sind. Aus jedem der auf diese Weise festgelegten Bestände werden 100—150 Mutterbäume ausgesucht, und zwar gute und schlechte etwa im Verhältnis 2:1. Die Bäume werden mit dauerhafter Ölfarbe numeriert. Die Numerierung muß nach Bedarf von Zeit zu Zeit erneuert werden. Die äußere Form der Bäume ist durch Beschreibung und Messungen genau festzulegen. Die Samen dieser Bäume werden getrennt geerntet. Man erhält auf diese Weise die Nachkommenschaften

nur nach Müttern getrennt ohne die Väter zu kennen. Das ist ein Nachteil, der nicht zu umgehen ist, denn es ist natürlich ganz ausgeschlossen, künstliche Bestäubungen zwischen den ausgesuchten Bäumen vorzunehmen. Immerhin kann angenommen werden, daß das Pollengemisch, das zur Bestäubung zur Verfügung steht, bei allen Mutterbäumen ungefähr die gleiche Zusammensetzung aufweist, so daß die Nachkommen dieser Bäume auf die gleiche Vielheit von Vätern zurückzuführen sind. Außer den Nachkommenschaften müssen als Vergleiche in die Versuche gewöhnliche Handelsaat und auch ausländische Saaten aufgenommen werden.

Die Samen werden in Saatkämpen, die mit besonderer Sorgfalt herzurichten sind, zur Aussaat gebracht. Es ist darauf zu achten, daß die Sämlinge nicht zu üppig heranwachsen. Es sollen kräftige Pflanzen, aber keine Treibhauspflanzen erzogen werden. Als einjährige Sämlinge werden die Pflänzchen auf die eigentliche Versuchsfläche ausgepflanzt. Es wäre falsch, die Sämlinge im Kamp noch einmal zu verschulen und erst zweijährig auszupflanzen. Mit jedem Verpflanzen ist eine Unterbrechung des Wachstums verbunden, und diese wirkt sich um so ungünstiger aus, je weiter die Pflanzen entwickelt sind.

Die Auswahl der Versuchsfläche muß mit größter Sorgfalt erfolgen. Am besten geeignet ist eine Abtriebsfläche, die nicht zu lange freigelegen hat, und von der man weiß, daß sie durch den vorhergehenden Bestand gleichmäßig und lückenlos überdeckt war. Ein Roden der Stubben muß unterbleiben, da durch das Roden größere Unterschiede in den Boden gebracht werden als durch das Stehenlassen der Stubben zu befürchten sind. Die Lage der Fläche soll eben oder gleichmäßig hängig, nicht wellig, sein; grobe Bodenunterschiede sind möglichst zu vermeiden. Gerade auf die Ausgeglichenheit der Versuchsfläche muß besonderer Wert gelegt werden. Es wird in den meisten Fällen nicht möglich sein, die Nachkommenschaft eines Baumes zu teilen und die einzelnen Teile derart auf der Versuchsfläche getrennt auszupflanzen, daß alle Bodenunterschiede erfaßt werden, wie das bei landwirtschaftlichen Versuchen durch Auslegen mehrerer Wiederholungen für jede Sorte verhältnismäßig leicht möglich ist. Es muß vielmehr darauf geachtet werden, daß die Einzelparzelle für jede Nachkommenschaft von vornherein eine solche Größe und Form erhält, daß sich hieraus eine geschlossene Bestandesgruppe entwickeln kann, die während der ganzen

Vegetationszeit eine getrennte Beurteilung erlaubt. Aus diesem Grunde ist es auch nicht richtig, die Parzellen sehr lang und schmal zu machen oder sogar mit den Nachkommenschaften Reihe um Reihe abzuwechseln. In beiden Fällen kann sich die Beurteilung nur auf die Jugendentwicklung erstrecken, und im letzteren Falle ist sogar dies noch in Frage gestellt, denn eine an sich schlecht und langsam wüchsige Reihe könnte sehr wohl durch raschwüchsige Nachbarn mit emporgetrieben werden.

Wir glauben, daß man in der Größe der Parzellen nicht unter 7 a wird heruntergehen können; noch besser würden 10 a sein. Bei einer Pflanzweite von 1,30 m \times 0,50 m kämen auf 10 a rd. 1540 und auf 7 a rd. 1080 Pflanzen. Mutterbäume, von denen die letztere Zahl nicht erhalten wurde, werden am besten ganz von den Versuchen ausgeschlossen. Nehmen wir an, es würden in die Versuche fünf deutsche Kiefern-anbaubezirke einbezogen. Die Versuche sollen an drei klimatisch möglichst verschiedenen Stellen gleichzeitig angelegt werden, und zwar derart, daß an jeder Stelle die Nachkommenschaften von 50 Mutterbäumen (guten und schlechten) aus jedem Anbaubezirk geprüft werden. Bei einer Parzellengröße von 10 a für die Nachkommenschaft eines Baumes würde sich eine Fläche von 25 ha für jeden der drei Versuche ergeben, zu der noch je 5—10 ha für eingeschobene Vergleiche (deutsche und ausländische Handelssaat) hinzuzurechnen wären. Bei 7 a je Nachkommenschaft würde sich die Fläche auf 17,5 ha (ohne die Vergleiche) verringern. Auf den ersten Blick mag die Größe der Parzellen phantastisch erscheinen. Es sei jedoch ausdrücklich betont, daß gerade Versuche mit Forstpflanzen nie umfangreich genug angelegt werden können, da sonst die Zahl der Einzelindividuen zu gering wird, zumal infolge der langen Versuchsdauer mit einem erheblichen Pflanzenverlust zu rechnen ist.

Die Beobachtungen an den jungen Versuchspflanzen können sich zunächst auf Jugendentwicklung und Krankheitsbefall beschränken. Ein Baum, dessen Nachkommenschaft im Vergleich zu anderen ein sehr langsames und schlechtes Jugendwachstum zeigt, kann als zur Zucht unbrauchbar bezeichnet werden, auch dann, wenn die Nachkommenschaft ihren anfänglichen Verlust in späteren Jahren wieder einholen sollte, denn langsam wachsende und schlecht schließende Kulturen sind in der forstlichen Praxis immer von besonderem Nachteil.

Die Beurteilung des Krankheitsbefalles wird

zunächst ein Notbehelf bleiben, da sie sich auf die von Natur aus auftretenden Fälle beschränken muß. Immerhin kann sie schon einige Fingerzeige geben. Wird z. B. ein Teil der Versuchspflanzen stark vom Schüttepilz befallen, so sind diese Pflanzen sicher als anfällig für diesen Pilz zu bezeichnen. Dagegen ist nicht sicher, ob alle gesundgebliebenen Pflanzen tatsächlich widerstandsfähig sind, oder ob sie nur zufällig einer Infektion entgangen sind. Eine eindeutige Antwort könnte hier nur eine künstliche Infektion geben. Es wäre eine dringende Aufgabe, die Möglichkeit einer solchen Infektion zu prüfen und ein Verfahren auszuarbeiten, das auch in großem Maßstab angewandt werden kann.

Weiterhin ist an den Versuchspflanzen die Zeit des Austreibens genau zu ermitteln. Dabei ist festzustellen, ob es Pflanzen oder ganze Nachkommenschaften gibt, die infolge sehr frühen oder sehr späten Austreibens von bestimmten tierischen Schädlingen weniger befallen werden und die aus dem gleichen Grunde der Spätfrostgefahr entgehen.

Es ist nicht möglich, hier auf alle Beobachtungen einzugehen, die im Laufe der Versuche an den Pflanzen vorgenommen werden müssen. Es werden sich mit fortschreitendem Alter der Versuche eine Menge neuer Fragen ergeben, die jetzt noch nicht zu übersehen sind.

Im folgenden seien Zweck und Ziel der Versuche noch einmal kurz zusammengefaßt. Es ist die Aufgabe der Versuche, aus dem großen Formengemisch unserer Waldbäume die erblich leistungsfähigsten Rassen herauszufinden. Die erbliche Leistungsfähigkeit läßt sich nur durch Prüfung einer genügend großen Zahl von Nachkommen feststellen. Zeigt sich durch diese Prüfungen, daß irgendeine Standortrasse in ihrer durchschnittlichen Leistung anderen erheblich überlegen ist, so sollte diese zur Samengewinnung weitestgehend herangezogen werden. Es ist ein großer Vorteil für die forstliche Pflanzenzüchtung, daß von einem Baum mehrere Samen-ernten gewonnen werden können, und daß somit mit einer einmal als gut erkannten Rasse eine größere Zahl von Beständen gegründet werden kann. Es ist natürlich klar, daß auch in einer guten Rasse noch schlechte Individuen enthalten sein können. Das ist jedoch zunächst belanglos. Die Hauptsache bleibt, daß der *Durchschnitt* ein guter ist.

Neben diesen Nachkommenschaftsprüfungen müßten dann die Versuche mit besonderem Zuchtziel (Widerstandsfähigkeit gegen pflanzen-

liche und tierische Schädlinge, besondere Holzqualität u. dgl.) einhergehen. Sie sind erheblich schwieriger durchzuführen und erfordern ein besonderes Maß von Geduld und Ausdauer.

Vor allem sind zu ihrem Gelingen noch eine Menge von Vorfragen zu klären, ohne deren Lösung die Versuche von vornherein aussichtslos bleiben müssen.

Beratungsstellen für angewandte Genetik.

Von **A. L. Hagedoorn**, Soesterberg, Holland.

Ogleich im allgemeinen die große Bedeutung der Vererbungswissenschaft für die Züchtung anerkannt wird, ist es nicht leicht, sich darüber einig zu werden, welche Art von Zusammenarbeit zwischen Genetikern und Züchtern für die Praxis am meisten Erfolg verspricht. In dieser Hinsicht stellen die Pflanzenzüchtung und die Tierzucht ganz verschiedene praktische Probleme dar.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Pflanzenzüchtung in einer beschränkten Zahl von Instituten, in großen Saatzuchtfirmen und dergleichen konzentriert ist, so daß hier die Möglichkeit geboten ist, daß ein paar Genetiker, welche sich in genügender Weise auch in praktische Probleme eingearbeitet haben, ein reiches Arbeitsfeld finden. In diesen Fällen können also die Genetiker selbst züchterische Arbeit leisten.

Mit der Tierzucht aber steht es ganz anders. Mit einigen wenigen Ausnahmen ist es ausgeschlossen, daß sich ein Genetiker in irgendeinem Institut direkt mit tierzüchterischer Arbeit beschäftigt, und die Verbesserung und Zuchtwahl irgendeiner Art zur Hand nimmt. Die Zucht einer Tierrasse ist meist in sehr vielen Händen. Fast jeder Landwirt, der in seinem Betrieb mit Tieren wirtschaftet, ist häufig auch Züchter, während er die Verbesserung seines Saatgutes den Spezialisten überläßt.

Es gibt auch in der Tierzucht Fälle, wo, ganz wie in der Pflanzenzüchtung, wahrscheinlich ein paar zentrale Zuchtstellen unter Leitung von Genetikern die Durchschnittsqualität des Materiales ganz erheblich steigern würden. Ich denke hier an die Geflügelzucht und an die Zucht der Seidenraupe.

Weil die Zucht unserer großen Haustiere in so vielen Händen ist und jeder individuelle Züchter nur wenig Tiere besitzt, verfügt jeder Züchter nur über sehr wenig Erfahrung. Je mehr die gezüchteten Tiere dem Menschen nahe stehen, je mehr der Züchter sich ihrer erinnert, desto größer ist die Gefahr, daß ungenügend

begründete Generalisationen einzelner Fälle an Stelle einer reichen Erfahrung treten. Meines Erachtens erklärt sich nur auf diese Weise die Fülle falscher Schlußfolgerungen, welchen man speziell bei den Hundezüchtern und Pferdezüchtern begegnet.

Bis zu einem gewissen Grade tritt bei den größeren Haustieren das Herdbuch, die Stammbuchführung, an Stelle des Züchters, wo es gilt, die Erfahrung der Züchter zwecks Verbesserung des Tierbestandes auszunutzen. Auf die Dauer häuft sich doch eine Fülle von Erfahrungen an, so daß ein anfangender Züchter nicht immer wieder von neuem seine eigenen Erfahrungen zu sammeln braucht.

Der Genetiker, und speziell der praktisch orientierte Genetiker, kann hier enorm viel helfen. Denn der Genetiker, welcher selbst mit kleinen Versuchstieren (Mäuse, Obstfliegen usw.) in großem Maßstabe gearbeitet hat, hat sich eine Fülle von züchterischer Erfahrung gesammelt. Aber am besten ist es, wenn er sich in die Probleme der praktischen Tierzucht eingearbeitet hat. Seine Erfahrung ist dann gewissermaßen die Summe der Erfahrungen aller Tierzüchter. Er versteht es auch, die Erfahrungen der verschiedensten Tierzüchter miteinander in Einklang zu bringen, weil er imstande ist, zu beurteilen, weshalb in einem Fall ganz anders züchterisch gearbeitet werden muß wie im anderen.

Ein Genetiker, der die Methoden der praktischen Tierzüchter einigermaßen kennen lernt, macht bald die Entdeckung, daß die Züchter einer Tierart sich meistens gar keine Vorstellung davon machen, wie ihre Kollegen mit anderen Arten arbeiten.

Gerade hier liegt ein vielversprechendes Arbeitsfeld für den Genetiker, der mit den Züchtern zusammenarbeiten will. Wenn er die verschiedenen Methoden der Zucht bei verschiedenen Arten kennt, ist es ihm öfters möglich, in gegebenen Fällen den Züchtern einer Art von Tieren, eine Methode zu empfehlen,

welche schon längst bei irgendeiner anderen Art von Tieren erprobt ist. Es kommt sogar vor, daß man einem Tierzüchter helfen kann mit einer Pflanzenzuchtmethod, welche sich in seinem Spezialfall eignet, oder umgekehrt, daß man irgendein Pflanzenzuchtproblem hierdurch zur Lösung bringen kann, daß man eine Tierzuchtmethod anwendet.

Meines Erachtens bietet eine Beratungsstelle für angewandte Genetik die beste Gelegenheit, den Züchtern bei ihrer Arbeit zu helfen. Ich gründete vor wenigen Jahren solch eine Beratungsstelle. Pflanzenzüchter wie Tierzüchter haben sich mit ihren Zuchtproblemen an mich gewandt, und jedesmal versuche ich, ihnen so gut wie möglich mit Rat und Tat zu dienen.

Da vor kurzem auch in Deutschland eine derartige Beratungsstelle für angewandte Genetik eröffnet worden ist (durch die Deutsche Gesellschaft für Züchtungskunde) und wahrscheinlich in anderen Ländern noch mehrere folgen werden, erscheint es mir interessant, über diese Arbeit hier einiges mitzuteilen.

Im allgemeinen habe ich die Erfahrung gemacht, daß die erste Zeit die schwierigste war. Man muß sich erst in ein so neues Gebiet einarbeiten, aber man macht schon früh die Erfahrung, daß es Probleme gibt, welche immer wieder und wieder auftauchen. Wenn man mit Arbeit dieser Art beschäftigt ist, macht man bald weiter die Erfahrung, daß man dem einen öfters damit helfen kann, was man vom andern lernt. Und schließlich habe ich auch sehr bald feststellen können, daß für diese Art von Arbeit ein gewisser praktischer Blick ganz außerordentlich viel hilft. Theoretisch gesprochen sollte dies natürlich nicht so sein; der Züchter hat seine praktischen Kenntnisse, und er kommt nur um seine Erfahrungen theoretisch gedeutet zu haben, damit der Genetiker ihm weiterhelfen kann. Aber die tatsächliche Erfahrung ist doch die, daß ein praktischer Blick, d. h. die Fähigkeit, ein Pferd, ein Rind, ein Schwein usw. zu beurteilen, dem Genetiker in den Augen des Züchters recht viel Prestige verleiht!

Immer und immer kommen wieder gleichartige Probleme vor. Zu den allerhäufigsten zählen die vier nachfolgenden:

A. Das Problem der „Rückschlagsfehler“. Es tauchen in einem Tierbestande immer und immer wieder Individuen auf mit einem gewissen Fehler, und es kommt darauf an, solche Fehler los zu werden.

B. Das Inzuchtproblem. Es kommen be-

sonders häufig Fragen vor, die das Problem der Inzucht und der Blutauffrischung betreffen.

C. Das Herstellen einer neuen Rasse. Der Züchter hat die Absicht, die Vorzüge zweier Rassen auf eine einzelne zu vereinigen, und er sucht den Weg, welcher am schnellsten zu dem Ziele führt.

D. Die Produktionszucht. In schwierigen Fällen, wo es sich darum handelt, Tiere im Hinblick auf Eigenschaften zu verbessern, welche man nur in einem der beiden Geschlechter bewerten kann. In diesem Falle der Produktion (Rindvieh, Geflügel) kommen die Praktiker öfters, um sich Rat zu holen.

Die Geflügelzüchter sind am häufigsten unter den Züchtern, welche die Beratungsstelle benutzen, was bei dem hohen Aufschwung, welchen gerade in den letzten Jahren die Geflügelzucht in Holland genommen hat, nicht wunder nimmt.

Züchter aller Art kommen zu der Beratungsstelle, aber Pflanzenzüchter am wenigsten, was aus dem im Anfang gesagten auch begreiflich erscheint. Neben Schweinezuchtproblemen sind auch ein paarmal Hundezuchtprobleme aufgeworfen; Pferdezüchter und Rindviehzüchter sind nur ganz vereinzelt vertreten. Einige Male sind dagegen prinzipielle Stammbuchangelegenheiten behandelt worden.

Es ist natürlicherweise unvermeidlich, daß gelegentlich Fragen aufgeworfen werden, welche mit der Vererbungslehre nichts zu schaffen haben. Aber im allgemeinen darf man sagen, daß die holländischen Züchter (es kommt auch gelegentlich einmal ein Deutscher um Rat fragen) den Zweck des Bureaus verstanden haben.

Die übergroße Mehrzahl der Angelegenheiten läßt sich brieflich abwickeln. Aber daneben reise ich auch sehr oft zu den Züchtern, um mich an Ort und Stelle weiter zu unterrichten. Es kommen auch gelegentlich Züchter, namentlich Geflügelzüchter zu mir mit ihren Zuchtbuchunterlagen, wenn es sich darum handelt, Zuchtstämme zusammenzustellen.

Die Anfangszeit war, wie schon mitgeteilt, am schwersten. Es gehört ziemlich viel Erfahrung dazu, den Standpunkt der Züchter und speziell auch die Möglichkeiten des gegebenen Materials zu fassen. Aber gerade für den Genetiker, welcher mit der Praxis zusammenarbeiten soll, ist so eine Beratungsstelle eine vorzügliche Lehrschule.

Es wäre sehr viel wert, wenn demjenigen,

welcher auf diese Weise mit den Züchtern zusammenarbeiten will, eine Zuchtanstalt zur Seite stünde, in welcher er auch selber praktische Zuchtprobleme an geeignetem Material studieren kann. Zur Zeit ist es in Holland noch unmöglich, aber mir persönlich ist klar, daß die paar praktischen Geflügelzuchtprobleme mir vieles gelehrt haben.

Die Zuchtmethode, welche man den praktischen Züchtern vorschlägt, soll natürlicherweise nicht nur theoretisch, sondern auch ökonomisch ausführbar sein. Es kommt vor, daß man gelegentlich mit einer Pflanzenzuchtmethode in der Tierzucht oder umgekehrt vieles erreichen kann, z. B. mit der Methode der „Veredlungskreuzung“, eine typische Tierzuchtmethode, beim Zuckerrohr und bei der Zuckerrübe. Aber hier können leicht grobe Fehler gemacht werden, wenn man die praktischen Folgen einer theoretisch sehr gut möglichen Arbeitsmethode nicht zu übersehen vermag.

In der Zucht autogamer Pflanzen kann man leicht durch Kreuzung und Selektion in der F_2 - und F_3 -Generation die Eigenschaften zweier Pflanzen in einer neuen Rasse kombinieren. Man braucht hierzu sehr viel Material, aber gerade bei diesen Pflanzen sind die Kosten nicht zu hoch, und ist diese Methode ganz gut durchzuführen. Wenn man z. B. keine Erfahrung in der Tierzucht hat, könnte man leicht einem Geflügelzüchter den Rat geben, durch Neukombination der Eigenschaften von zwei verschiedenen Rassen durch Selektion innerhalb einer F_2 -Generation eine neue aufzubauen.

Mir sind tatsächlich ein paar Fälle bekannt,

wo ein Geflügelzüchter versucht hat, auf diese Weise eine neue wertvolle Geflügelrasse zu schaffen. Die enorm große Variabilität in der F_2 und die nicht zu unterschätzende Schwierigkeit, daß man in diesem Material mehrere von den wertvollsten Eigenschaften (Produktivität, Eiggröße usw.) nur in einem von beiden Geschlechtern bewerten kann, machen diese Methode hier praktisch unbrauchbar.

Der Genetiker, welcher mit den Züchtern zusammen arbeiten will, soll nicht nur wissen, auf welche Weise die Tierzüchter gewöhnlich arbeiten bei der Perfektionierung ihrer Rassen, sondern er soll auch verstehen, weshalb Zuchtmethoden beibehalten werden, damit er sie auch unter gewissen Umständen zweckentsprechend zu ändern versteht.

Im allgemeinen soll sich der Genetiker vorwiegend mit den Methoden, aber nicht mit dem Zweck der Selektion beschäftigen, weil die praktischen Züchter infolge ihrer größeren Erfahrung sehr wohl wissen, was sie durch ihre Zuchtwahl zu erreichen suchen. Aber es ist durchaus notwendig, daß der Genetiker die Zuchtmethode einem seriösen Studium unterwirft, weil gerade in der Tierzucht besonders oft unberechtigte Generalisationen beobachteter Tatsachen vorkommen. Ich denke hier an die vielen angenommenen, aber in Wirklichkeit nicht bestehenden Korrelationen.

Das Zusammenarbeiten von Tierzüchtern mit Genetikern in Beratungsstellen für angewandte Genetik wird ohne Zweifel sowohl für die Wissenschaft wie auch für die Tierzucht von Nutzen sein.

Saatzuchtwirtschaft Hasenberg. Die Landwirtschaftskammer für die Provinz Ostpreußen, vertreten durch Herrn Präsidenten Dr. BRANDES, und die Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht, vertreten durch ihren Vorsitzenden Herrn Direktor Dr. h. c. KÜHLE, übergeben hiermit das Ergebnis ihrer Aussprache über den in Heft 2 der Zeitschrift „Der Züchter“ erschienenen Artikel der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht wegen der Subventionierung der Saatzuchtwirtschaft Hasenberg der Landwirtschaftskammer aus Mitteln der Rentenbank-Kreditanstalt der Öffentlichkeit:

„Die Landwirtschaftskammer für die Provinz Ostpreußen hat Verständnis dafür, daß die Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht als die Vertreterin der privatwirtschaftlichen Interessen der in ihr vereinigten Züchter in der Subventionierung der Saatzuchtwirtschaft

Hasenberg einen Präzedenzfall erblickte, der ihr eine Stellungnahme zu diesem Vorgang vom privatwirtschaftlichen Standpunkt aus erforderlich erscheinen ließ.

Die Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht erkennt an, daß die besondere Lage Ostpreußens eine besondere Behandlung und besondere Betreuung ostpreußischer Belange erforderlich und verständlich erscheinen läßt.“

Mit diesen Feststellungen betrachten die Landwirtschaftskammer für die Provinz Ostpreußen und die Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht die zwischen ihnen wegen des Aufsatzes der Gesellschaft zur Förderung deutscher Pflanzenzucht im „Züchter“ entstandenen Fragen für erledigt.

gez. KÜHLE. gez. BRANDES.

Vorläufiges Programm für den IX. Internationalen Gartenbau-Kongreß, London, 1930.

Bei dem 1927 in Wien abgehaltenen Internationalen Gartenbau-Kongreß wurde eine Einladung der Royal Horticultural Society, den nächsten Internationalen Gartenbau-Kongreß in London abzuhalten, angenommen. Es ist beschlossen worden, daß der 9. Internationale Gartenbau-Kongreß in London vom 7. August bis zum 15. August 1930, gleich vor dem zu Cambridge vom 16. bis 23. August tagenden 5. Internationalen Botanischen Kongreß, stattfinden soll.

Ein Exekutiv-Ausschuß ist von der Society ernannt worden, um die zum Kongreß notwendigen Vorbereitungen zu treffen. Die Mitglieder dieses Exekutiv-Ausschusses sind folgende: Professor B. T. BARKER, M.A., von der Universität Bristol; Mr. E. A. BOWLES, M.A., V.M.H., F.L.S., F.E.S.; Mr. E. A. BUNYARD, F.L.S.; Mr. F. J. CHITTENDEN, F.L.S., V.M.H., Direktor unserer Gärten zu Wisley; Sir DANIEL HALL, K.C.B., M.A., F.R.S., Direktor des John Innes' Horticultural Institute; Mr. R. G. HATTON, M.A., der East Malling Research Station; Sir WILLIAM LAWRENCE, Bt.; Mr. G. W. LEAK, Mr. C. T. MUSGRAVE, V.M.H., Kassensführer der Royal Horticultural Society; Dr. A. B. RENDLE, M.A., F.R.S., V.-P.L.S., V.M.H., des South Kensington Museums; und Mr. H. V. TAYLOR, O.B.E., B.Sc., Kommissär für Gartenbau bei dem Ministerium für Ackerbau. Der Sekretär der Royal Horticultural Society fungiert als Sekretär.

Die Gebühr für die Teilnahme am Kongreß beträgt £ 1 (ein Pfund Sterling), welches beim Sekretär der Royal Horticultural Society (Vincent Square, London, S.W. 1.) zu entrichten ist. Es wird höflichst erbeten, die Absicht, dem Kongreß beizuwohnen, möglichst bald bei dem Sekretär anzumelden.

- 7. August: Zusammenkunft der Kongreßteilnehmer.
- 8. August: Eröffnung des Kongresses.
Nachmittags Vorträge.
- 9. und 10. August: Ausflüge.
- 11. und 12. August: Vorträge.
- 13. August: Ausflüge.
- 14. August: Vormittags Vorträge.
Blumenausstellung.
- 15. August: Endgültiger Kongreßbericht vom Vorsitzenden.
Blumenausstellung.
Schluß des Kongresses.

Hauptgegenstand der Beratung während des

Kongresses wird sein: „Vegetative und geschlechtliche Fortpflanzung“. Dafür sind Vorträge und Mitteilungen erbeten worden von: Dr. VAN DER LEK (Holland), Dr. R. J. GRAHAM (Großbritannien), Professor PRIESTLEY (Großbritannien), NIELS ESBJERG (Dänemark), G. E. YERKES (U.S.A.), Dr. CARL A. DAHL (Schweden), Dr. WEBBER (U.S.A.), Professor FAES (Schweiz), FRANZ RICHTER (Frankreich), Professor DENNY (U.S.A.), Miss M. E. REID (U.S.A.), Dr. REDCLIFFE SALAMAN (Großbritannien), Prof. Dr. ERWIN BAUR (Deutschland), auch andere haben die Absicht ausgedrückt, Vorträge zu halten.

Der Ausschuß weist darauf hin, daß es auch andere Abteilungen geben wird, und bittet um weitere Vorschläge.

Es befindet sich in Vorbereitung ein weitgehendes Programm für das Besuchen von Versuchsanstalten und von den Gartenbau besonders interessierenden Gärten.

Die Ausschüsse, welche bei dem in Wien 1927 abgehaltenen Kongreß ernannt wurden, werden ihre Berichte erstatten:

- Ausschuß I. Über die Benennung.
- Ausschuß II. Über die Verleihung von Wertzeugnissen.
- Ausschuß III. Über die Farbenzeichnung.
- Ausschuß IV. Über das Gärtnerische Versuchs- und Züchtungswesen.
- Ausschuß V. Über den Austausch junger Gärtner.
- Ausschuß VI. Über den Ausbau des bestehenden Internationalen Ausschusses für Gartenbau-Kongresse.

Mitteilungen auf dem Kongreß können auf englisch, französisch oder deutsch geschehen. Es werden später weitere Nachrichten an alle, welche die Absicht ausdrücken, dem Kongresse beizuwohnen, gegeben bzw. in der Presse veröffentlicht werden.

Alle Korrespondenz ist an den Secretary of the Royal Horticultural Society, Vincent Square, London, S.W. 1, zu richten.

F. R. DURHAM, Sekretär.

Berichtigung: Versehentlich sind die Erklärungen der Abb. 2 und 3 der Arbeit v. WETTSTEIN-WESTERSHEIM, „Zur Technik der künstlichen Kreuzung bei Weiden (Salix)“ in Heft 4 vertauscht worden. Die Erklärung der Abb. 3 gehört unter Abb. 2 und umgekehrt.

Mikroskopische Anatomie der lebendigen Masse

(Bildet Band I erster Teil vom „Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen“, herausgegeben von W. v. Möllendorff, Freiburg i. Br.)

Soeben erschien:

Erster Teil:

Allgemeine mikroskopische Anatomie und Organisation der lebendigen Masse. Bearbeitet von Professor Dr. G. Hertwig-Rostock, Professor Dr. F. K. Studnička-Brünn, Dr. E. Tschopp-Basel. Mit 453 zum Teil farbigen Abbildungen. XII, 626 Seiten. 1929. RM 132.—; in Halbleder gebunden RM 138.80

Inhaltsübersicht:

Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebendigen Masse. Von Professor Dr. G. Hertwig, Rostock: Einleitung. — Historische Übersicht über die Bedeutung der mikroskopischen Anatomie zur Erforschung der lebenden Masse. — Die mikroskopisch-anatomischen Untersuchungsmethoden. — Definition des Begriffes „Zelle“. Die mikroskopischen Strukturelemente des Kerns und des Cytoplasmas. — Der Zellkern. — Das Cytoplasma. — Biologische Morphologie der Zelle. — **Die Organisation der lebendigen Masse.** Von Professor Dr. F. K. Studnička, Brünn: Geschichtliches. Die Erforschung der mikroskopischen Struktur. — Die Zelle und der celluläre Aufbau des Metazoenkörpers. — Die Grenzschichten der Zellen. — Die Zellverbindungen. — Nicht in Zellen differenziertes Protoplasma: Syncytien, Plasmodien, extracelluläres Protoplasma. — Fibrillen und Fasern (Fasergebilde). — Das Synexoplasma und die Bausubstanzen (Grundsubstanz, Cuticularsubstanz). — Die Körperflüssigkeiten. — Die Metazoenkörper als Ganzes. Heutige Theorien darüber. — Die Gewebe und ihre Klassifikation. — **Die Lokalisation anorganischer Substanzen in den Geweben (Spodographie).** Von Dr. E. Tschopp, Basel: Einleitung. — Technik der Mikroveraschung. — Spezieller Teil. — Namen- und Sachverzeichnis.

Früher erschienen vom „Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen“ folgende Bände:

Band II: Die Gewebe. Erster Teil: **Epithel- und Drüsengewebe, Bindegewebe und blutbildende Gewebe. Blut.** Bearbeitet von Professor Dr. J. Brodersen-Hamburg, Professor Dr. A. Maximow-Chikago, Professor Dr. J. Schaffer-Wien. Mit 305 zum Teil farbigen Abbildungen und 1 Tafel. X, 703 Seiten. 1927. RM 135.—; in Halbleder gebunden RM 141.—

Band III: Haut und Sinnesorgane. Erster Teil: **Haut. Milchdrüse. Geruchsorgan. Geschmacksorgan. Gehörorgan.** Bearbeitet von Professor Dr. H. v. Eggeling-Breslau, Privatdozent Dr. H. Hoepke-Heidelberg, Professor Dr. W. Kolmer-Wien. Mit 321 zum Teil farbigen Abbildungen. VII, 505 Seiten. 1927. RM 90.—; in Halbleder gebunden RM 96.—

Band IV: Nervensystem. Erster Teil: **Nervengewebe. Das periphere Nervensystem. Das Zentralnervensystem.** Bearbeitet von Professor Dr. M. Bielschowsky-Berlin, Dr. S. T. Bok-Utrecht, Professor Dr. R. Greving-Erlangen, Professor Dr. A. Jakob-Hamburg, Professor Dr. G. Mingazzini-Rom, Professor Dr. Ph. Stöhr-Bonn, Professor Dr. C. Vogt und O. Vogt-Berlin. Mit 880 zum Teil farbigen Abbildungen. X, 1093 Seiten. 1928. RM 190.—; in Halbleder gebunden RM 198.—

Band V: Verdauungsapparat. Erster Teil: **Mundhöhle. Speicheldrüsen. Tonsillen. Rachen. Speiseröhre. Serosa.** Bearbeitet von Professor Dr. T. Hellmann-Lund, Professor Dr. S. Schumacher-Innsbruck, Professor Dr. E. Seifert-Würzburg, Professor Dr. K. W. Zimmermann-Bern. Mit 276 zum Teil farbigen Abbildungen. VII, 374 Seiten. 1927. RM 72.—; in Halbleder gebunden RM 78.—

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Der Waldbau

Vorlesungen für Hochschul-Studenten

Von **Alfred Möller**

Dr. phil., weiland Professor der Botanik, Oberforstmeister und Direktor der Forstakademie Eberswalde

Soeben erschienen:

Erster Band:

Naturwissenschaftliche Grundlagen des Waldbaues. Nach dem Tode Alfred Möllers bearbeitet und herausgegeben von Helene Möller, geb. Soenne, und Erhard Hausendorf, Dr. phil., Preußischem Oberförster in Grimnitz, U./M. Mit einem Bildnis, 6 farbigen und 15 schwarzen Tafeln sowie 60 Textabbildungen. XIV, 560 Seiten. 1929. Gebunden RM 42.—

Inhaltsverzeichnis:

I. Die Bedeutung der Pilze für das Leben des Waldes.

1. Die Mykologie eine junge Wissenschaft; ihre praktische Bedeutung. — 2. Thermostat und Färbetechnik als Hilfsmittel mykologischer Forschung. Polymorphismus. Parasitismus und Sexualität der Pilze. — 3. Die Spaltpilze oder Bakterien. — 4. Gliederung des Pilzreiches in Schleimpilze, Spaltpilze und Fadenpilze. — 5. Die Verfahren bakteriologischer Untersuchung. — 6. Der Wert der bakteriologischen Forschungsmethoden für den Waldbau. — 7. Beziehungen zwischen Pilzen und den Wurzeln höherer Pflanzen. — 8. Das natürliche System der Fadenpilze. — 9. Choanephora als Beispiel aller vorkommenden Fruchtformen. Gliederung der höheren Pilze nach Fruchtformen in Basidiomyceten und Ascomyceten. — 10. Basidiomyceten: 1. Protobasidiomyceten. — Der Kienzopf und andere forstwirtschaftlich wichtige Rostpilze. — 11. Basidiomyceten: 2. Autobasidiomyceten (fast alle Holzzerstörer gehören hierher). — 12. Die Polyporeen. — Der Kiefernbaumschwamm, seine Bedeutung und Bekämpfung. — 13. Die Polyporeen (Fortsetzung). — 14. Ascomyceten; Hexenbesen. — Fungi imperfecti; Wurzelpilz — Hallimasch. Cordiceps (Isaria). — 15. Ascomyceten (Fortsetz.). Krebserkrankungen an Laubböhlern. Der Schütteppilz der Kiefer. — 16. Ascomyceten (Schluß). Der Lärchenkrebs. Gliederung der Ascomyceten nach der Physiologie der Sporenverbreitung. — Die Flechten. — 17. Die Pilze als Kulturpflanzen der Ameisen. Kernteilungsvorgänge und Kernverschmelzungen bei den Pilzen. — Schlußwort.

II. Pflanzenphysiologische Grundlagen der Waldbaulehre oder des Waldbaues

18. Pflanzenphysiologie, ein Zweig der Botanik. Der Wald als Organismus. Grundlagen des Waldbaues; Gegenüberstellung von Wissenschaft und Technik. Der Waldbau ist die Lehre von der Anzucht und Aufzucht des Holzes in Beständen. — 19. und 20. Praktische Beispiele für pflanzenphysiologische Forschung im Waldbau. — 21. Die Geschichte der Pflanzenernährungslehre als Grundlage für die Beurteilung pflanzenphysiologischer Vorgänge im Walde. — 22. Geschichte der Pflanzenernährungslehre (Fortsetzung). — 23. Die Frage der Stickstoffumsetzung und ihre waldbauliche Bedeutung. Stickstoffdünger. — 24. und 25. Der Humus als Pflanzennährstoff. — 26. Rückblick. Einfluß von Wild und Weidevieh auf die Zusammensetzung des Waldes. Der Einfluß der Hiebsführung, namentlich des Kahlschlages. Die Verbreitungshilfsmittel der Pflanzen. — 27. Rückblick. Verbreitung des Samens durch Schleudervorrichtungen, durch Tiere. Verbreitung des Pollens durch Wind und Insekten. — 28. Waldvermehrung bei freien Entwicklungsmöglichkeiten. Die „Schonung“. Pflanzengeographie. — 29. Vom immergrünen südbrasilianischen Urwalde zum winterkahlen Laubwald der Alleghany-Berge. — 30. Folgerungen für den deutschen Wald; der Cotta'sche Satz. Licht- und Schattenhölder. — 31. Die Heidegebiete als möglicher Boden für Waldentstehung. Dauerwaldwirtschaft.

Handbuch der Bodenlehre

Herausgegeben von

Dr. E. Blanck

o. ö. Professor und Direktor des Agrikulturchemischen und Bodenkundlichen Instituts der Universität Göttingen

Das Werk wird 10 Bände umfassen. Jeder Band ist einzeln käuflich.

Soeben erschienen:

Band I: Die naturwissenschaftlichen Grundlagen der Lehre von der Entstehung des Bodens. Mit 29 Abb. VIII, 335 Seiten. 1929. RM 27.—; gebunden RM 29.60

Band II: Die Verwitterungslehre und ihre klimatologischen Grundlagen. Mit 50 Abbildungen. VI, 314 Seiten. 1929. RM 29.60; gebunden RM 32.—

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN